Carded
File
K-2-d
QL
430.5
L85R84
1914
Moll.

Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman

Division of Mollusks
Sectional Library

DISSERTATION

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Waclaw ROSZKOWSKI
de Varsovie.

Avec 4 planches.

Smithsonian Institution,
MAR 17 1915
231352
National Museum.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KÜNDIG
1914

430.5
L85R84
1914
Moll.

Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman

DISSERTATION

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Waclaw ROSZKOWSKI
de Varsovie.

Avec 4 planches.

CANCELLED
Smithsonian Institution,
MAR 17 1915
National Museum.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KÜNDIG
1914

Le Conseil de la Faculté des Sciences, sans se prononcer sur les propositions énoncées par le candidat, et vu le rapport de la commission d'examen présidée par Monsieur le professeur Henri Blanc, autorise l'impression de la dissertation de M. W. Roszkowski intitulée : « Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.

Lausanne, le 22 juin 1914.

Le doyen de la Faculté des Sciences :

C. DUTOIT

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Vol. 22, nº 15. — Juillet 1914.

Contribution à l'étude des Limnées du Lac Léman

Division of Mollusks
Sectional Library

PAR

Waclaw ROSZKOWSKI

Avec les planches 14-17.

Introduction.

Le 2 avril 1869, F.-A. Forel, étudiant au microscope un peu de vase draguée dans les profondeurs du Léman, y trouva un Nématode vivant. D'après la propre expression de l'éminent limnologiste, cette découverte fut une révélation. Révélation féconde, puisqu'elle lui inspira les belles recherches qui devaient aboutir à la démonstration de l'existence d'une faune abyssale des lacs.

En 1867, un savant polonais, le Prof. Dr Benedykt Dybowski (23), exilé en Sibérie, entreprit des recherches faunistiques dans le lac Baïkal. Il parvint, après avoir vaincu bien des difficultés, à ramener au jour une faune remarquable par sa richesse. Ainsi, aux deux extrémités de l'ancien continent et à peu près à la même époque, deux savants, travaillant indépendamment l'un de l'autre, ont démontré que les grands fonds des lacs étaient habités.

Après plusieurs années de dragages méthodiques, F.-A. Forel parvint à recueillir dans les fonds lacustres une faune

assez variée, composée d'Invertébrés divers tels que Protozoaires, Spongiaires, Platodes, Vers, Arthropodes, Mollusques lamellibranches et gastéropodes. Si, à ce moment, on avait demandé à un zoologiste quels étaient les Gastéropodes vivant dans les grandes profondeurs des lacs, il aurait répondu à coup sûr : les Prosobranches à respiration branchiale à l'exclusion des Pulmonés dont l'appareil respiratoire nécessite le contact avec l'atmosphère. Or, on sait aujourd'hui que ce sont les Pulmonés qui habitent les régions profondes du Léman et des autres lacs suisses. Les Prosobranches, représentés par le genre *Valvata,* abondants dans le produit de mes dragages jusqu'à une profondeur de 30^{m}, ne se rencontrent plus, de 30 à 60^{m}, qu'en exemplaires rares et isolés, parvenus là très probablement d'une façon accidentelle, entraînés par les courants, pour disparaître complètement plus bas. Par contre, les Pulmonés du genre *Limnaea* paraissent pouvoir vivre et se reproduire même dans les plus grands fonds [1].

Si ce fait remarquable, mis en lumière par F.-A. Forel, a attiré l'attention de plusieurs conchyliologistes sur les Limnées profondes du Léman et leur généalogie probable, l'étude de certains caractères anatomiques dont on reconnaît aujourd'hui l'importance en systématique a été jusqu'ici complètement négligée ; la connaissance de leur biologie était également très incomplète.

Au cours de ses nombreux dragages, M. le Prof. H. Blanc, reconnaissant l'intérêt de nouvelles recherches, voulut bien me les confier. Je lui exprime ici ma respectueuse reconnaissance et ma profonde gratitude pour l'intérêt avec lequel il a suivi mon travail.

J'ai l'agréable devoir d'exprimer aussi ma vive reconnaissance à M. Paul Murisier, assistant, pour ses nombreux et judicieux conseils ; à M. le Prof. Dr Zschokke, qui m'a confié les

[1] Brandt (13), en 1879, a recueilli dans les lacs d'Arménie, à une profondeur de 238 pieds, des Limnées et une espèce du genre *Planorbis* (*Planorbis carinatus* Müll.). Ce Gastéropode fait totalement défaut dans la faune profonde du Léman et n'a jamais été signalé dans celle des autres lacs suisses.

rares Limnées du lac des Quatre-Cantons qu'il a draguées ; à M. le Prof. Dr Benedykt Dybowski, qui a eu l'obligeance de me prêter les travaux de son frère, feu le Dr Wladyslaw Dybowski. Je remercie encore M. le marquis de Monterosato, à Palerme et M. J. Piaget, à Neuchâtel, pour l'examen qu'ils ont bien voulu faire d'un certain nombre de coquilles provenant de mes récoltes. M. le Dr B. Hofmänner, assistant, a également droit à mes remerciements pour la précieuse collaboration qu'il a apportée à mes dragages, parfois difficiles à pratiquer.

Méthodes, technique.

Récolte du matériel. Le matériel nécessaire à l'étude des Limnées profondes du Léman a été récolté au cours de 86 dragages, opérés avec la drague triangulaire, ou avec celle en usage depuis plusieurs années au Laboratoire de Zoologie de Lausanne. Je me suis servi de préférence de cette dernière, parce que son maniement m'était plus familier.

Comme il ne pouvait être question pour moi d'explorer toute l'étendue du lac, mon premier soin a été d'établir une base d'opérations à proximité d'Ouchy, base limitée à l'Ouest par l'embouchure du Flon, à l'Est par celle de la Paudèze.

De mes 86 dragages, 62 ont été opérés près d'Ouchy et 24 en divers points du lac, présentant des conditions particulières et par cela même propres à me fournir des renseignements intéressants.

Voici en résumé la répartition de mes dragages pendant les divers mois des années 1911, 1912, 1913 :

	Nombre des dragages		
Années	1911	1912	1913
Janvier	—	—	9
Février	—	5	3
Mars	—	7	4
Avril	—	1	3
Mai	—	1	3

	Nombre des dragages		
Années	1911	1912	1913
Juin	—	8	—
Juillet	6	14	—
Août	3	—	—
Septembre	5	2	—
Octobre	2	1	—
Novembre	3	1	—
Décembre	2	3	—

Les endroits explorés et le nombre de dragages opérés dans chacun d'eux sont les suivants :

Ouchy	62	Yvoire	8
Rivaz	2	Morges	4
Territet	1	Saint-Sulpice	2
Villeneuve	2	Vidy	5

Voici enfin la répartition des dragages par rapport à la profondeur :

Profondeur en mètres	Nombre de dragages	Profondeur en mètres	Nombre de dragages
10- 20	9	130-140	3
20- 30	12	140-150	2
30- 40	6	150-160	1
40- 50	8	180-190	1
50- 60	9	200-210	1
60- 70	8	210-220	1
70- 80	7	230-240	1
80- 90	4	240-250	2
90-100	4	250-260	1
100-110	2	270-280	2
120-130	2		

Ces 86 dragages m'ont fourni environ 450 Limnées vivantes et une grande quantité de coquilles vides. Le nombre d'exemplaires ramenés par un coup de drague est extrêmement res-

treint et je puis l'évaluer en moyenne à 4 pour 5 litres de limon. Je me suis vu obligé de laisser de côté un assez grand nombre d'individus très jeunes, dont la petitesse et le peu de développement de l'appareil génital rendaient l'étude trop difficile et peu fructueuse. Malgré cela, mon matériel a été suffisamment abondant pour me permettre de contrôler plusieurs fois mes observations.

La récolte des Limnées littorales ne présente aucune difficulté ; je me suis généralement servi pour cette opération d'un filet ou d'une écumoire, fixés à l'extrémité d'une canne à pêche.

Elevages. Je me suis particulièrement attaché à faire des élevages de Limnées provenant de pontes ramenées par la drague, ou déposées par les Limnées profondes pendant les premiers jours de leur captivité, qu'elles ne supportent du reste que peu de temps. J'aurai à revenir en détail sur les conditions dans lesquelles ces élevages ont été faits et je ne donnerai maintenant que quelques indications techniques.

J'ai fait l'élevage des Limnées dans des petits aquariums rectangulaires (long. 25^{cm}, larg. 15^{cm}, haut. 12^{cm}) ou dans des bocaux cylindriques (haut. 15^{cm}, diam. 8^{cm}) fermés et exposés à la lumière diffuse. Le fond des aquariums est recouvert d'une couche de 1 à 2^{cm} de limon provenant du lac, sur lequel reposent quelques branches d'*Elodea canadensis*. Dans ces conditions, l'eau se maintient très propre et ne demande à être renouvelée qu'à de longs intervalles. J'ai pu conserver ainsi des Limnées vivantes pendant près de deux ans et élever un certain nombre de générations successives.

Dissection et fixation. La dissection des Limnées n'est pas chose facile, étant donné les dimensions réduites de ces êtres. Elle a été faite, autant que possible, immédiatement après la mort de l'animal, tué à l'état d'extension par l'eau bouillante et sorti de sa coquille. Pour fixer la Limnée sur le fond de la cuvette à dissection, j'enduis la sole pédieuse d'un peu d'ichthyocolle, coagulée ensuite au moyen d'alcool ; on évite ainsi les déchirures produites par les épingles même les plus fines,

tout en ayant beaucoup plus de facilité pour pratiquer la dissection sur la platine d'une loupe montée.

Lorsque la dissection immédiate des animaux n'a pas été possible, je les ai conservés dans le formol à 8 % (formaline du commerce 20 parties, eau distillée 80 parties), après les avoir, comme je l'ai dit ci-dessus, tués à l'eau bouillante et sortis de leur coquille. Au bout d'un certain temps, les tissus deviennent durs et cassants sous l'action du formol et la pièce semble impropre à la dissection. Il suffit cependant de l'exposer pendant quelques minutes à la vapeur d'eau bouillante pour la voir reprendre sa souplesse primitive.

Outre les dissections, j'ai pratiqué de nombreuses coupes à travers le corps entier de l'animal. La fixation des Limnées m'a donné beaucoup de peine. En effet, les liquides fixateurs employés couramment en technique microscopique, les solutions de sublimé en tout premier lieu, même additionnées de glycérine (méthode d'André), ont le gros inconvénient de durcir et de rendre cassants certains organes, surtout les parties glandulaires de l'appareil génital que le rasoir du microtome brise comme verre.

Sur le conseil de M. P. Murisier, j'ai essayé et adopté définitivement la méthode suivante. L'animal tué par l'eau bouillante, sorti de sa coquille, est plongé dans une solution de formol à 8 % pendant un ou deux jours ; il passe ensuite dans une solution de bichromate de potasse à 3 % où il reste 48 heures, après quoi on le lave à l'eau courante pendant 24 heures. Le séjour dans le bichromate ne doit pas être prolongé car la pièce se durcirait trop. La déshydratation par les alcools successifs, nécessitée par l'enrobage à la paraffine, doit être faite le plus rapidement possible, en commençant par l'alcool à 15 %. J'ai obtenu par cette méthode d'excellentes coupes parfaitement entières, tout à fait satisfaisantes pour les recherches topographiques. L'enrobage à la paraffine en passant par le chloroforme m'a donné, pour le moins, d'aussi bons résultats que l'enrobage à la celloïdine généralement préconisé.

L'étude de la radula a été faite sur des préparations obtenues de la façon suivante. Le bulbe pharyngien est cuit dans une solution de potasse caustique à 15 %; après disparition de toute partie molle, la radula est soigneusement lavée et montée dans la glycérine, jamais dans le beaume de Canada qui rend cet organe trop transparent.

PREMIÈRE PARTIE

Anatomie et systématique.

Les Limnées littorales.

L'étude des Limnées profondes, de leur filiation et de leur provenance, exigeait une étude préalable sérieuse des Limnées littorales vivant dans les parages voisins des fonds explorés par la drague. C'est exclusivement aux résultats de cette étude que je consacre ce chapitre.

D'après F.-A. Forel (44), les rives du Léman sont habitées par trois espèces du genre *Limnaea,* qui sont : *Limnaea stagnalis* L., *Limnaea auricularia* L. et *Limnaea truncatula* Müll. (= *minuta* Drap.). Du Plessis-Gouret (68) affirme que la *L. stagnalis* L. ne se rencontre pas normalement dans la région littorale du lac, mais que par contre la *Limnaea palustris* Müll. y est fréquente. Cette affirmation de Du Plessis repose évidemment sur une confusion faite entre les deux espèces, car il est difficile d'expliquer autrement l'exclusion faite par cet auteur de l'espèce qui est, de beaucoup, la plus abondante dans la faune littorale du Léman.

Mes recherches, faites pendant les années 1911, 1912 et 1913 sur divers points de la rive, surtout près d'Ouchy, dans les environs immédiats de la région que j'appelle ma base d'opération, m'ont permis d'y constater l'existence des trois espèces : *L. stagnalis* L., *L. auricularia* L. et *L. ovata* Drap. Je n'ai jamais trouvé *L. truncatula* Müll. ; cependant, il se pourrait qu'elle m'ait échappé, étant donné sa petite taille. Ce que je puis affirmer, c'est qu'actuellement la *L. palustris* ne se ren-

contre pas sur le littoral du lac, contrairement à l'opinion de Du Plessis. Par contre, je l'ai récoltée souvent en grande quantité dans les mares disséminées sur les bords du lac, entre Lausanne et Saint-Sulpice.

J'ai donc étudié la morphologie externe et l'anatomie des espèces : *L. stagnalis* L., *L. auricularia* L., *L. ovata* Drap et *L. palustris* Müll. Pour faciliter les comparaisons, je vais exposer successivement, pour ces quatre espèces, les caractères de la coquille, des mâchoires, de la radula et de l'appareil génital.

La coquille. Les diagnoses conchyliologiques des Limnées littorales dont je dois m'occuper étant données dans tous les traités spéciaux, je ne les répéterai pas. Je me contenterai de signaler à propos de chaque espèce quelques observations, me réservant de traiter plus loin les variations présentées par la coquille.

Limnaea stagnalis L. Cette espèce présente, dans le Léman, deux variétés : *L. stagnalis* var. *intermedia* Godet (Pl. 14, fig. 1-5, 9, 11, 12) et *L. stagnalis* var. *lacustris* Stud. (Pl. 14, fig. 6-8, 10, 13-15). Les exemplaires appartenant à la première variété habitent de préférence les endroits abrités, les points du littoral couverts par les roseaux. La variété *lacustris,* par contre, se rencontre fréquemment sur les cailloux immergés près du bord. Les coquilles des deux variétés sont très minces, transparentes et fragiles. J'ai été frappé de la différence existant à ce point de vue entre les Limnées littorales du Léman et celles du lac de Neuchâtel, dont M. Piaget a bien voulu m'envoyer quelques exemplaires. La coquille de ces dernières est beaucoup plus épaisse et plus solide. Ce caractère se retrouve, du reste, non seulement chez *L. stagnalis* L., mais aussi chez *L. ovata* Drap. et *L. auricularia* L.

J'ai mesuré un certain nombre de *L. stagnalis* L. adultes du Léman et je donne ci-dessous quelques chiffres concernant la plus grande hauteur et la plus grande largeur de la coquille, la plus grande hauteur et la plus grande largeur de la bouche.

Ces mesures ont été faites conformément aux règles usitées en conchyliologie.

Nombre des exemplaires mesurés : 101.

	Coquille.		Bouche.	
	Hauteur	Largeur	Hauteur	Largeur
	en mm.		en mm.	
Maximum	44,75	31,25	29,75	22
Minimum	30	17	20	12
Moyenne	37,36	23,60	25,51	16,67

Limnaea auricularia L. et *Limnaea ovata* Drap. Ces deux espèces représentent dans le Léman le sous-genre *Gulnaria* Leach (*Radix* Montfort). Si, par leurs caractères conchyliologiques, elles se séparent nettement de *L. stagnalis* L., il est souvent difficile de les distinguer l'une de l'autre. Il existe, en effet, de nombreuses formes critiques, intermédiaires, qu'il est impossible de rapporter d'une façon certaine à une espèce plutôt qu'à l'autre. La série continue, établie par Bollinger (11), allant de *L. ovata* Drap. à *L. ampla* Hart. et de *L. ampla* Hart. à *L. auricularia* L., suffit pour montrer entre quelles limites la coquille des représentants de ces espèces peut varier. Cette variation a amené un désaccord complet chez les divers auteurs qui se sont occupés de la systématique du sous-genre *Gulnaria*. Tandis que Locard (60) fait un nombre considérable d'espèces, Clessin (21) en admet six : *Gulnaria auricularia* L., *G. ampla* Hart., *G. tumida* Held., *G. mucronata* Held., *G. ovata* Drap., *G. peregra* Müll ; Thiele (87) quatre : *Limnaea auricularia* L., *L. ovata* Drap., *L. lagotis* Schrenk., *L. peregra* Müll. ; Geyer (50) trois seulement : *L. auricularia* L., *L. ovata* Drap., *L. peregra* Müll. ; enfin Piaget (64) n'en fait plus qu'une seule, *Limnaea limosa* L., dont les diverses espèces des autres auteurs ne sont que des variétés.

Tout en reconnaissant la valeur de cette conception de Piaget, tendant à réagir contre la désagrégation extrême du sous-genre *Gulnaria,* il m'est difficile d'être d'accord avec lui. Malgré l'existence de nombreuses formes intermédiaires entre les

espèces de ce sous-genre, je me crois autorisé, me basant sur certains caractères anatomiques qui seront présentés plus loin, à distinguer parmi les *Gulnaria* de la faune littorale du Léman deux espèces nettement distinctes : *Limnaea auricularia* L. et *Limnaea ovata* Drap.

Ma manière de voir se rapproche beaucoup, du reste, de celle de Geyer (50). En effet, la majorité des exemplaires dont la coquille présente les caractères des variétés *ampla* et *contracta* appartiennent, comme le dit Geyer, à la *L. auricularia* L. (Pl. 14, fig. 16-20). D'autre part, le plus grand nombre des coquilles semblables à celles des variétés *ovata* et *patula* de Geyer sont certainement des *L. ovata* Drap. (Pl. 14, fig. 24-35). Et cependant, les caractères conchyliologiques ne permettent pas d'établir des limites entre les deux espèces, car, comme je le montrerai plus loin, on peut rencontrer des *L. auricularia* L. présentant une coquille à caractères de *L. ovata* Drap. et vice versâ.

L. ovata Drap. et *L. auricularia* L. sont fréquentes dans la région littorale du lac. La première de ces espèces s'y rencontre toujours en plus grande abondance que la seconde.

Comme pour la *L. stagnalis* L., j'ai mesuré un certain nombre de coquilles appartenant à ces deux espèces.

Limnaea auricularia L. Nombre d'exemplaires mesurés : 24.

	Coquille.		Bouche.	
	Hauteur	Largeur	Hauteur	Largeur
	en mm.		en mm.	
Maximum	23	23	23	19,5
Minimum	16	14	14	10,5
Moyenne	18,92	16,08	17,08	13,04

Limnaea ovata Drap. Nombre d'exemplaires mesurés : 66.

	Coquille.		Bouche.	
	Hauteur	Largeur	Hauteur	Largeur
	en mm.		en mm.	
Maximum	21,5	20	19	15
Minimum	15	10,5	11	7,5
Moyenne	18,50	13,34	13,86	10,46

Limnaea palustris Müll. Cette espèce ne se rencontre pas actuellement sur le littoral du lac. Dans la région que j'ai spécialement étudiée, à proximité immédiate du rivage, existent de nombreuses mares riches en *L. palustris* Müll., qui pour la plupart appartiennent à l'espèce type (Pl. 15, fig. 166-170) ou à la var. *corvus* Gm. (Pl. 15, fig. 161-165). La couleur de la coquille est brun foncé à l'extérieur, brun violacé, quelquefois blanchâtre à l'intérieur. La taille des *L. palustris* Müll. adultes varie considérablement. Ce fait, depuis longtemps connu, est bien mis en évidence par les chiffres ci-dessous :

Nombre d'exemplaires mesurés : 49.

	Coquille.		Bouche.	
	Hauteur	Largeur	Hauteur	Largeur
	en mm.		en mm.	
Maximum	36	16	17,5	9,5
Minimum	13	6,5	7,5	4,5
Moyenne	24,00	11,17	11,91	7,02

Mâchoires. Les mâchoires des Limnées ont été décrites d'une façon détaillée par W. Dybowski (27, 28) et Baker (8), entre autres auteurs. En examinant les figures de Baker (8), on constate que les caractères des mâchoires offrent peu de différences d'une espèce à l'autre et sont sujettes, dans la même espèce, à des variations sensibles. Entre individus d'une espèce à différents âges, les mâchoires varient souvent davantage qu'entre individus d'espèces différentes. De nombreuses préparations de ces organes m'ont conduit à des conclusions semblables à celles de Baker, c'est-à-dire que chez les espèces différentes ils ne présentent pas des différences essentielles et constantes.

Radula. Si les auteurs n'ont jamais attaché beaucoup de valeur systématique aux caractères des mâchoires des Limnées, il en est autrement pour leur radula.

W. Dybowski (24, 25, 26, 29) a le premier étudié, comme il le convenait, la radula des diverses espèces de Limnées, et plus spécialement du sous-genre *Gulnaria*. Se basant sur les différences observées, il a tenté d'établir un tableau synoptique

des *Gulnaria* de l'Europe centrale (29), qui me paraît assez intéressant pour être reproduit ici :

« I. — Alle inneren Seitenplatten sind mit einem medialen Seitenzahn versehen.

Subgenus *Gulnaria.*

A. Die Krone der Mittelplatte ist mit einem Hauptzahn versehen (Nebenzahn fehlt).

Gulnaria auricularia, ampla, lagotis.

B. Die Krone der Mittelplatte ist dreispitzig, d. h. besitzt ausser dem Hauptzahn noch zwei Nebenzähne.

a. Die äusseren Seitenplatten sind mit weniger als 5 (d. h. mit 2-5) secundären Zähnchen versehen.

Gulnaria ovata und *ampullaria.*

b. Die äusseren Seitenplatten sind mit 5 (und mehr) secundären Zähnchen versehen.

Gulnaria peregra.

II. — Nur die allererste innere Seitenplatte ist mit einem medialen Seitenzahn versehen.

Subgenus *Limnus.*

III. — Die erste und die allerletzten (1-4) inneren Seitenplatten sind mit einem medialen Seitenzahn versehen.

Subgenus *Limnophysa.*

Chez les Limnées américaines, Baker (8) ne croit pas à l'existence possible de dents centrales bicuspidées ou tricuspidées. Il est vrai que, d'après sa monographie, *L. ovata* Drap. et *L. peregra* Müll. n'existent pas en Amérique. Cependant, j'ai rencontré chez *L. ovata* Drap., comme du reste chez toutes les autres espèces du Léman, des dents centrales à 2 (Pl. 16, fig. 189, *c*) ou 3 cuspides. Ces cas sont rares et je dois dire que les erreurs d'observation sont faciles. Les dents centrales, très petites, possèdent généralement une portion tranchante à peine visible et un socle quelquefois fortement trilobé qui peut faire croire à l'existence de 3 cupsides (Pl. 16, fig. 188, *c*).

Baker (8), se basant avant tout sur l'appareil génital pour classer les Limnées, attache toutefois une certaine valeur à la radula, dont il donne les caractères suivants pour les divers genres et sous-genres américains :

Genus *Limnaea* Lamarck : lateral teeth bicuspid.

Genus *Pseudosuccinea* Baker : lateral teeth tricuspid.

Genus *Radix* Montfort : first lateral tooth tricuspid, balance bicuspid.

Genus *Bulimnaea* Haldeman : lateral teeth bicuspid ; the mesocone with a distinct entoconic swelling.

Genus *Galba* Schrank :

Subgenus *Galba* Schrank : lateral teeth bicuspid.

Subgenus *Simpsonia* Baker : lateral teeth tricuspid.

Subgenus *Stagnicola* Swainson : lateral teeth bicuspid.

Subgenus *Leptolimnaea* Swainson : not recorded.

Subgenus *Polyrhitis* Meck : not recorded.

Pour bien montrer les divergences entre les tableaux de Dybowski et de Baker, je ne puis mieux faire que de mettre en regard les caractères attribués par ces deux auteurs à la radula des espèces que j'ai rencontrées sur le littoral du Léman :

W. Dybowski.	Baker.
Limnus (L. stagnalis).	*Limnaea (L. stagnalis).*
La première des dents latérales tricuspidée, les autres bicuspidées.	Les dents latérales toutes bicuspidées.
Gulnaria (L. auricularia et *ovata).*	*Radix (L. auricularia).*
Les dents latérales toutes tricuspidées.	La première dent latérale bicuspidée, les suivantes tricuspidées.
Limnophysa (L. palustris).	*Stagnicola (L. palustris).*
La première et les dernières des dents latérales tricuspidées, les autres bicuspidées.	Les dents latérales toutes bicuspidées.

En présence de divergences aussi sensibles, on pourrait objecter que la comparaison est faite entre Limnées de l'ancien et du nouveau continent et qu'il est possible que, malgré la similitude de leurs caractères morphologiques externes, les espèces d'Amérique soient en réalité différentes des espèces d'Europe. Mais Dybowski lui-même avoue qu'il a rencontré des Limnées dont les caractères de la radula et de la coquille ne concordaient pas ; il a trouvé la radula de *L. peregra* Müll. chez des exemplaires dont la coquille n'appartenait pas à cette espèce. Par contre, j'ai eu l'occasion d'examiner des *L. peregra* Müll. dont la radula ne présentait pas les caractères que Dybowski attribue à cette forme.

Ces cas m'avaient fait soupçonner que les caractères de la radula ne devaient pas avoir la valeur que leur a attribuée W. Dybowski ; mes recherches sur les Limnées littorales du Léman ont pleinement confirmé mon opinion. En voici les résultats.

L. stagnalis L. (var. *lacustris* Stud.). (Pl. 16, fig. 179-182.) La radula de cette espèce se montre extrêmement variable. Le nombre des dents peut aller de 44-1-44 à 53-1-53. La dent centrale, allongée, assez étroite, généralement monocuspidée, peut, comme du reste chez toutes les autres Limnées, être exceptionnellement bicuspidée (fig. 182 *c*), ou même tricuspidée. La cuspide est relativement petite, étroite, pointue. Le nombre des dents latérales varie entre 15 et 19. La première peut être bicuspidée (fig. 179, 1), ou tricuspidée (fig. 180, 1), ou même pluricuspidée par suite de la division d'une des trois cuspides (fig. 181, 1). L'entocône (cuspide interne), quand il existe, est petit ; le mésocône (cuspide moyenne) assez large, allongé et pointu ; l'ectocône (cuspide externe) large et court. Cette première dent latérale présente quelquefois des formes curieuses (fig. 182, 1), à cuspides difficiles à homologuer avec celles des dents normales. Les dents latérales suivantes sont dans la règle bicuspidées (fig. 179, 2, 9 ; 180, 2) ; cependant la seconde peut quelquefois présenter trois cuspides (fig. 182, 2).

J'ai constaté que pour une espèce bien déterminée, dont les exemplaires proviennent d'une localité restreinte du Léman, les diagnoses de Dybowski (29) et de Baker (8) sont justes, malgré les différences qui existent entre elles. Les variations individuelles de la radula peuvent dépasser les limites indiquées par ces deux auteurs et nous mettre en présence de formes qu'on serait tenté de qualifier d'anomalies ou de malformations si elles n'étaient pas aussi fréquentes (20-30 %).

Si j'insiste sur la variabilité des dents latérales, c'est qu'elles ont paru, à Dybowski et à Baker, offrir les meilleurs caractères spécifiques. Les dents marginales ne présentent pas des caractères plus stables. Allongées, larges, elles possèdent des cuspides peu distinctes, dont la forme et le nombre varient d'un individu à l'autre. (Pl. 16, fig. 179, 18-50.)

Limnaea auricularia L. (Pl. 16, fig. 183-186.) Chez cette espèce, le nombre des dents de la radula varie de 34-1-34 à 45-1-45. La dent centrale, monocuspidée, ordinairement courte et large (Pl. 16, fig. 184 *c*, 185 *c*), peut devenir allongée et étroite (fig. 183 *c*). Sa cuspide est grande et large, ou très petite, à peine accentuée. Les dents latérales présentent généralement les trois cuspides indiquées par Dybowski (fig. 184-185). Mais j'ai rencontré également des radula qui, conformément à la diagnose de Baker, n'ont que la première dent latérale tricuspidée, tandis que les autres sont bicuspidées (fig. 183). L'ectocône des dents latérales est petit (fig. 184, 1; 186, 1) quoique de taille variable, quelquefois assez grand (fig. 183, 1). Le mésocône, large (fig. 184), s'allonge parfois et devient étroit et pointu (fig. 183, 2, 4). L'ectocône est petit. Les dents marginales allongées, assez larges, portent des cuspides dont le nombre variable est de 2 à 4 chez certains individus (fig. 184, 13-38), de 5 à 6 chez d'autres (fig. 185, 14; 186, 10, 13).

Limnaea ovata Drap. (Pl. 16, fig. 187-190). Le nombre des dents de la radula varie de 33-1-33 à 44-1-44. La dent centrale, monocuspidée, est relativement grande (*c*). Les dents latérales (10-14) peuvent être allongées, à cuspides larges (fig. 190, 1-9),

ou larges et courtes, à cuspides pointues (fig. 189, 1-3). Ces cuspides sont au nombre de trois, je n'en ai jamais rencontré deux; la première dent latérale en porte quelquefois quatre (fig. 188, 1). L'entocône, petit (fig. 187, 189), augmente de taille dans la même série de dents latérales (fig. 189). L'ectocône reste court et présente quelquefois, du côté du mésocône, une courbure, souvent très marquée (fig. 188, 1-3). Les dents marginales possèdent dans la règle un nombre considérable de cuspides (fig. 190, 13-36), mais sans que ce caractère soit assez stable pour permettre de distinguer d'une façon certaine la radula de *L. ovata* de celle de *L. auricularia*.

Limnaea palustris Müll. (var. *corvus* Gm.). (Pl. 16, fig. 191-192). La radula présente un nombre de dents allant de 30-1-30 à 49-1-49. La dent centrale est très étroite et allongée *(c)*. Les dents latérales (10-14) peuvent être bicuspidées ou tricuspidées. La première et les dernières (1-4) sont, comme l'indique Dybowski, tricuspidées (fig. 192, 1, 13), les autres bicuspidées (fig. 192, 2-12). Il n'est cependant pas rare de voir des radula dont la 2me et même la 3me dent latérale portent trois cuspides (fig. 191, 1-3). L'entocône et l'ectocône de ces dents latérales sont petits; le mésocône assez large.

Je n'ai jamais rencontré de radula de *L. palustris* présentant des dents latérales toutes bicuspidées, caractère signalé par Baker chez les représentants américains de cette espèce. Il serait cependant très hasardé de déduire de ce fait que les formes européennes et américaines sont spécifiquement différentes. En effet, si, comme je viens de le montrer, la variation des dents latérales se manifeste par une augmentation dans le nombre de leurs cuspides, c'est-à-dire par le passage d'un certain nombre de dents de la forme bicuspidée à la forme tricuspidée, elle peut se manifester en sens inverse et atteindre la première dent latérale qui, elle aussi, devient bicuspidée. Ce serait le cas pour les Limnées de Baker.

Les dents marginales portent un nombre variable de cuspides (fig. 192, 14-42).

En résumé, l'étude de la radula des Limnées littorales du Léman, entreprise dans le but de découvrir à cet organe des caractères spécifiques nets, m'a conduit à un résultat négatif. Comme on peut s'en rendre compte par les descriptions et les figures que j'en donne, les variations individuelles sont décidément trop considérables pour qu'une détermination basée uniquement sur les caractères de la radula ait quelque chance d'être rigoureusement exacte.

Si je ne me suis pas servi, à l'exemple de Dybowski et de Baker, de formules conventionnelles, exprimant en chiffres les caractères de la radula pour chaque espèce, c'est que j'avoue ne pas comprendre l'utilité de ces formules. Lorsqu'on connaît la variabilité de la radula et la difficulté que l'on rencontre à établir les limites de cette variabilité, on se rend bientôt compte que chacune de ces formules si détaillées est une formule individuelle et non une formule spécifique. Il serait du reste très intéressant d'essayer de déterminer expérimentalement, par des séries d'élevages en milieux divers, jusqu'à quel point les caractères de la radula peuvent se modifier sous leur influence.

Appareil génital. Je passe sous silence le résultat de mes investigations sur les appareils digestif, respiratoire et circulatoire, ainsi que sur le système nerveux, qui ne m'ont fourni aucun caractère différentiel bien net chez les quatre espèces de Limnées littorales du Léman. J'ai concentré mon attention sur l'appareil génital qui joue le rôle principal dans la classification de Baker (8). J'ai publié ailleurs, dans une courte note (71), les particularités intéressantes que cette étude m'a révélées et que je vais exposer ici avec plus de détails.

Pour éviter des répétitions fastidieuses, je donnerai un aperçu sommaire de l'anatomie de l'appareil génital des Limnées, décrit déjà par plusieurs auteurs, me réservant de traiter plus à fond les caractères de cet appareil qui m'ont paru les plus importants au point de vue de la distinction des espèces.

L'appareil génital de *L. stagnalis* (Pl. 17, fig. 193), que je

prends comme type, présente une glande hermaphrodite *(gl. h.)* très longue, noyée dans la masse du foie dont il est difficile de la séparer. De cette glande sort le canal hermaphrodite *(c. h.)*, blanc ou jaunâtre, fortement contourné, se divisant ensuite en deux conduits : oviducte et spermiducte. Au voisinage du point de séparation de ces deux conduits, s'ouvre dans l'oviducte la glande de l'albumine *(gl. a.)*, dont la forme et la couleur varient chez les individus d'une même espèce. Elle peut être blanchâtre, rosée, jaune, brun chocolat ou verdâtre. L'oviducte, fortement pelotonné dans sa partie initiale, désignée par le nom d'utérus *(u)*, se continue par un canal rétréci, portant dans sa région moyenne une glande annexe *(n)*, de forme et de volume variables, la glande nidamentale (« second accessory albuminiparous gland » de Baker). Dans sa partie terminale, l'oviducte est entouré par une nouvelle glande *(c. p.)* formant le corps piriforme (« first accessory albuminiparous gland » de Baker. Ce corps piriforme est excessivement variable selon son état fonctionnel et l'âge des individus. Chez certains exemplaires, probablement âgés, elle se montre allongée et amincie et présente des traces visibles d'épuisement. A partir du corps piriforme, la partie distale de l'oviducte porte le nom de vagin *(v)* et reçoit près de son orifice externe, situé à droite, entre l'orifice sexuel mâle qui s'ouvre à la base du tentacule et le pneumopore, plutôt plus près de ce dernier, le canal d'un organe plus ou moins sphérique, le réceptacle séminal *(r. s.)*

Le spermiducte, depuis son point de séparation de l'oviducte se renfle progressivement pour former la prostate *(pr.)*, d'où sort le canal déférent *(c. d.)*. Près de l'orifice femelle, celui-ci s'enfonce dans la musculature de la paroi du corps pour redevenir libre près de l'orifice mâle, où il forme deux renflements successifs, la seconde *(s. p.)* et la première *(p. p.)* poche du pénis. La seconde poche porte généralement le nom de pénis, à tort, puisque cet organe est placé dans son intérieur. L'orifice génital mâle s'ouvre à l'extrémité de la première poche du pénis.

De tout cet ensemble, seuls le réceptacle séminal, la prostate

et les deux poches du pénis m'ont procuré des caractères spécifiques nets. Je me contenterai donc de décrire uniquement ces organes chez les quatre espèces de Limnées littorales du Léman.

Limnaea stagnalis L. (Pl. 17, fig. 193). L'appareil génital de cette espèce a été décrit par Prevost (69) sous le nom d'*Helix palustris,* par Baudelot (9), Lehmann (59) et Baker (7, 8).

Le réceptacle séminal *(r. s.)* est sphérique, de volume moyen, en tout cas inférieur à celui de la prostate. Son aspect et ses dimensions varient naturellement selon son état de replétion ou de vacuité ; dans le premier cas, il est jaune rougeâtre, dans le second, blanc. Son canal, long et mince, s'ouvre à la face ventrale du vagin, très près de l'orifice génital femelle.

La prostate *(pr.),* après sa séparation de l'oviducte, s'aplatit et présente une partie élargie, connue sous le nom de « l'élargissement aplati du canal déférent » *(e).* Dans la région suivante de son parcours, elle se rétrécit, puis sa partie distale forme un volumineux renflement piriforme *(p. r.),* portant à sa surface des plis longitudinaux et du milieu duquel sort le canal déférent *(c. d.).*

La première poche du pénis *(p. p.)* est large, cylindrique ; elle s'amincit légèrement près de la seconde poche *(s. p.).* Celle-ci, mince, a une longueur généralement égale ou inférieure au tiers de la première.

Limnaea palustris Müll. (Pl. 17, fig. 195). A ma connaissance, l'appareil génital de cette espèce n'a été décrit que par Lehmann (59) et Baker (7, 8).

Le réceptacle séminal *(r. s.)* est très semblable à celui de l'espèce précédente, avec toutefois un volume beaucoup plus considérable. Je retrouve ce caractère bien marqué sur les dessins de Lehmann et de Baker. Son canal est relativement plus large que chez *L. stagnalis* L.

La prostate diffère également de celle de cette espèce par l'absence de l'élargissement de sa partie proximale et par son renflement distal plus allongé. La figure que je donne (fig. 195) diffère un peu de celle de Baker, abstraction faite de la diffé-

rence d'orientation, mon dessin représentant la face dorsale de l'appareil génital, tandis que celui de Baker en montre la face ventrale. Chez tous les exemplaires de *L. palustris* Müll. que j'ai disséqués, la portion distale de la prostate est nettement piriforme, tandis que l'auteur précité l'indique plutôt cylindrique.

La première poche du pénis *(p. p.)* est moins large que chez *L. stagnalis* L.; la seconde *(s. p.)* est égale ou supérieure à la moitié de la longueur de la première.

Limnaea auricularia L. et *Limnaea ovata* Drap. (Pl. 17, fig. 196, 198). Je tiens à traiter ces deux espèces critiques ensemble, pour permettre une comparaison plus serrée des caractères de leurs appareils génitaux.

Les divers auteurs qui se sont occupés de l'appareil génital de *L. auricularia* L. en donnent des descriptions et des figures qui sont loin d'être concordantes.

Moquin-Tandon (61) figure un réceptacle séminal de la *L. auricularia* L. s'ouvrant dans l'oviducte très loin de l'orifice génital femelle externe (61. Pl. XXXIII, fig. 29) et le décrit : « poche copulatrice obovée, pourvue d'un canal court. » Il y a là une erreur manifeste, causée par le fait que dans sa dissection l'auteur n'a pas dégagé jusqu'à son orifice distal le canal du réceptacle, accolé au vagin sur une grande partie de sa longueur. Baker l'a reconnu comme moi : « Moquin-Tandon's figure in the « Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France » shows the organs of different shape and position, but this may be due to viewing them in a different position and without separating the organs. » (7.)

Par contre, cette faute de technique ne peut pas être reprochée à Eisig (31) qui représente, aussi chez la *L. auricularia* L., un réceptacle séminal à canal court, mais s'ouvrant nettement dans la partie distale du vagin.

Lehmann (59) donne de cet organe une description identique à celle de Moquin-Tandon et Eisig; mais ses dessins ne sont pas faciles à interpréter.

Enfin Baker (7,8) chez les *L. auricularia* L. d'Amérique

indique, contrairement à Eisig, un réceptacle séminal pourvu d'un long canal.

L'appareil génital de *L. ovata* Drap. n'a pas été étudié par Moquin-Tandon (61). Cet auteur indique cependant que la distinction des deux espèces *auricularia* et *ovata* est peu nette : « Cette espèce (*L. auricularia* L.) n'est pas très bonne ; quelques auteurs la réunissent à la suivante » (*L. limosa* L. = *L. ovata* Drap.).

Pour Klotz (56), qui a fait des recherches anatomiques sur *L. ovata* Drap., l'appareil génital de cette espèce correspond à celui décrit chez *L. auricularia* L. par Eisig dont il ne fait que copier la figure. Lehmann (59) arrive au même résultat et réunit *L. auricularia* L. et *L. ovata* Drap. en une seule espèce.

Il résulte de ce court exposé des résultats acquis jusqu'à maintenant que *L. ovata* Drap. et *L. auricularia* L. peuvent avoir indistinctement un réceptacle séminal à canal très court (Eisig, Klotz, Lehmann), ou à canal long (Moquin-Tandon, Baker).

Frappé par ce fait intéressant, j'ai procédé à des nombreuses dissections de *L. auricularia* L. et de *L. ovata* Drap. Ces dissections m'ont donné les résultats que voici :

Le réceptacle séminal de *L. auricularia* L. (Pl. 17, fig. 198, *r. s.*) du littoral du Léman est allongé, quelquefois plus ou moins sphérique, pourvu d'un canal assez long, mince, tel que Baker (7,8) le décrit, s'ouvrant dans la partie distale du vagin et du côté ventral, comme chez toutes les Limnées.

Le réceptacle séminal de *L. ovata* Drap. (fig. 196, *r. s.*), au contraire, ne possède qu'un canal extrêmement court, ou même invisible, ce qui fait que l'organe semble s'ouvrir directement dans le vagin.

On peut constater cette différence essentielle après l'enlèvement du manteau et de la peau recouvrant l'appareil génital. Chez *L. auricularia* L., on trouve le réceptacle séminal logé du côté gauche, au voisinage du cœur. Chez *L. ovata* Drap., par suite de l'absence de canal, le réceptacle est situé du côté droit, sous le vagin lorsqu'il est vide, reporté en avant et en haut lorsqu'il est rempli de sperme. Cette orientation particu-

lière du réceptacle séminal est également très visible sur les coupes totales de l'animal.

Les exemplaires critiques, qui, d'après leurs caractères conchyliologiques sont difficiles à rapporter à l'une ou l'autre des deux espèces, m'ont toujours offert les formes du réceptacle séminal propres ou à *L. ovata* Drap. ou à *L. auricularia* L. et jamais je n'ai pu constater d'intermédiaires.

Je dois ajouter cependant que la figure d'Eisig (31) semble représenter une de ces formes intermédiaires, et que Baker (8) mentionne : « The genitalia of the Lincoln Parc *auricularia* is similar to Eisig's figure, the organs, however, not being shown in much detail in his figure, but their relative shapes are similar. » Après avoir pris connaissance de ma note préliminaire (71), M. Baker a bien voulu m'écrire : « The figures of the *Limnaea ovata* Drap. and *Limnaea profunda* Cless. are very peculiar, and are very different from any species which we have in America. I can not understand the pyriforme receptacle without canal. If this is found to be true for other species, it would provide a character of group importance » (in litt.).

Je ne puis que répéter, m'appuyant sur mes nombreuses dissections, que chez *L. ovata* Drap. et *L. auricularia* L. du littoral du Léman les deux types de réceptacle séminal sont toujours nettement tranchés et qu'on ne trouve jamais entre eux des formes de passage. De sorte que j'insiste tout particulièrement sur ce fait qui, d'après moi, est en tous cas suffisant pour justifier la distinction des deux espèces *L. auricularia* L. et *L. ovata* Drap., tant qu'il ne sera pas prouvé que les caractères héréditaires du réceptacle séminal sont sujets à varier sous l'influence du milieu.

La prostate de *L. auricularia* L. (fig. 198 *pr.*) s'élargit progressivement depuis sa partie initiale jusqu'à son renflement réniforme. Elle porte, sur son côté gauche, la suture des deux plis longitudinaux. Le canal déférent *(c. d.)* sort du côté droit de son renflement distal.

Chez *L. ovata* Drap. (fig. 196 *pr.*), la prostate est large et aplatie dans sa région initiale et présente la ligne de suture

des plis longitudinaux presqu'au milieu de sa face dorsale. Sur sa partie distale renflée, cette ligne de suture est rejetée sur le côté gauche de l'organe. Le canal déférent *(c. d.)* quitte la prostate par son côté droit. Les dessins schématiques qui accompagnent ma note préliminaire (71), destinés uniquement à montrer les caractères du réceptacle séminal, ne sont pas très corrects pour ce qui concerne la prostate.

Les deux poches du pénis de *L. auricularia* L. ne présentent guère de différences avec celles de *L. ovata* Drap. Chez les deux espèces, la première poche *(p. p.)* est allongée en forme de bouteille ; la seconde *(s. p.)*, mince, a une longueur toujours supérieure à celle de la première.

En terminant l'étude de l'appareil génital des Limnées littorales, je tiens à résumer en un tableau comparatif les caractères différentiels présentés par cet appareil chez les 4 espèces du Léman.

	L. stagnalis	**L. palustris**	**L. auricularia**	**L. ovata**
Réceptacle séminal.	Sphérique, pourvu d'un long canal mince.	Sphérique, volumineux, pourvu d'un long canal assez large.	Allongé, pourvu d'un long canal mince.	Piriforme, avec un canal très court, à peine distinct
Partie proximale de la prostate.	Elargie, allant en s'amincissant.	Mince sur toute sa longueur.	Mince sur toute sa longueur.	Très large.
Partie distale de la prostate.	Piriforme, très grande, renflée, avec des plis longitudinaux ; le canal déférent sort de son milieu.	Piriforme, allongée ; le canal déférent sort de sa face dorsale.	Réniforme ; le canal déférent sort de son côté droit	Plus ou moins réniforme, assez large ; le canal déférent sort de son côté droit
Longueur de la 2me poche du pénis relativement à la longueur de la 1re poche du pénis.	Moins de la moitié ; en général, égale ou inférieure au tiers.	Egale ou supérieure à la moitié.	Toujours plus longue.	Toujours plus longue.

Conclusions. En arrivant au terme de l'étude morphologique des Limnées littorales du Léman, je rappelle que le but de cette étude était d'arriver à en distinguer les diverses espèces par des caractères suffisamment constants pour me servir de guides dans mes recherches sur les Limnées profondes. Pour les régions limitées du littoral que j'ai explorées, les résultats sont les suivants :

1° Les Limnées littorales, ou habitant le voisinage immédiat de la rive, présentent quatre espèces nettement distinctes qui sont : *L. stagnalis* L., *L. palustris* Müll., *L. auricularia* L. et *L. ovata* Drap.

2° Les caractères de la coquille et de l'appareil génital permettent aisément de distinguer *L. stagnalis* L. et *L. palustris* Müll. et de les séparer des deux autres espèces.

3° Les caractères de la coquille, des mâchoires et de la radula sont insuffisants pour permettre de distinguer *L. auricularia* L. de *L. ovata* Drap. Pour ces deux espèces, seuls les caractères de l'appareil génital, et tout particulièrement ceux du réceptacle séminal, sont nettement spécifiques.

Les Limnées profondes.

Les premières Limnées récoltées dans les fonds du Léman par F.-A. Forel ont été étudiées par le conchyliologiste A. Brot (18). D'après les caractères de la coquille, cet auteur distingua parmi elles deux formes. L'une, provenant d'une profondeur de 50^{m} devant Morges, lui parut être étroitement apparentée à la *L. stagnalis* L. var. *lacustris* Stud. du littoral, malgré sa taille exiguë. La seconde forme, trouvée dans les régions plus profondes, ne lui a fourni aucun caractère conchyliologique lui permettant de la rapprocher d'une façon certaine de l'une ou l'autre des espèces littorales. Cependant, si Brot en a fait une espèce nouvelle, nommée *L. abyssicola*, il ne doute pas qu'elle provienne d'une de ces espèces. Il a même émis l'hypothèse que les deux formes étudiées pouvaient « appartenir à une seule et unique espèce, l'une n'étant que le jeune âge de l'autre » (18).

Après Brot, l'étude des Limnées profondes fut reprise par Clessin (20), encore au point de vue uniquement conchyliologique.

Tout en reconnaissant la justesse des idées de Brot au sujet de la parenté entre la première forme de Limnée profonde et la *L. stagnalis* L. var. *lacustris* Stud., Clessin en a fait une espèce nouvelle, la *L. profunda*. Pour lui, la *L. abyssicola* de Brot dérive de *L. palustris* Müll. du littoral, probablement de sa variété *flavida* Cless. Mais, dans le matériel récolté par Forel, Clessin a distingué une troisième forme qu'il considère également comme une espèce nouvelle, la *L. foreli*, représentant dans les fonds la *L. auricularia* L. de la région littorale.

En 1884, Clessin mit lui-même en doute la distinction spécifique qu'il avait établie six ans auparavant entre *L. abyssicola* Brot et *L. foreli* Cless.; il émit l'idée qu'il ne s'agit peut-être que de deux variétés locales d'une même espèce proche parente de la *L. auricularia* L.

Cependant, dans son ouvrage traitant des Mollusques d'Autriche-Hongrie et de la Suisse paru en 1887, Clessin (22) revint à sa première détermination : « Nach der Form dieser beiden Tiefseearten kann mit Sicherheit auf ihre Abstammung geschlossen werden, und zwar kann sich *L. abyssicola* Brot nur aus *L. palustris* Brot entwickelt haben, während *L. foreli* Cless. sich von *L. auricularia* L. abgezweigt hat. » Ce revirement n'est probablement pas parvenu à la connaissance de F.-A. Forel et c'est pourquoi, dans sa remarquable monographie *Le Léman* (44), le fondateur de la limnologie continue à rattacher *L. abyssicola* Brot et *L. foreli* Cless. à *L. auricularia* L., sur la foi de la lettre de Clessin (datée de 1884). Son exemple a été suivi par divers auteurs, entre autres par Zschokke dans son étude sur la faune profonde des lacs de l'Europe centrale (99).

En résumé, Clessin a admis dans les fonds du Léman l'existence de trois espèces de Limnées : *L. profunda* Cless., *L. foreli* Cless. et *L. abyssicola* Brot, dont la première est plutôt rare

et la troisième fréquente. Sa conception de la parenté des espèces profondes et des espèces littorales peut s'exprimer comme suit :

Espèces littorales.	Espèces profondes.
L. stagnalis L.	*L. profunda* Cless.
L. auricularia L.	*L. foreli* Cless.
L. palustris Müll.	*L. abyssicola* Brot.

En 1911, Zschokke (99) exclut de la faune profonde des lacs *L. stagnalis* L. et considère les exemplaires de cette espèce récoltés par F.-A. Forel comme hôtes accidentels des fonds où ils ont été entraînés par les courants et les vagues. Il explique de la même manière la trouvaille faite par lui-même dans le lac des Quatre-Cantons où il a recueilli, à une profondeur de 50^m, un exemplaire de *L. mucronata*. (D'après Geyer (50), cette espèce ne serait qu'une variété de *L. ovata* Drap.). Le savant professeur de Bâle conclut que, dans la faune profonde des lacs, les Limnées sont représentées uniquement par *L. auricularia* L. sous la forme de *L. abyssicola* Brot et *L. foreli* Cless.

Enfin, tout récemment, Piaget (65) a publié le résultat de ses études sur les Mollusques de la région profonde du Léman, provenant des dragages opérés par M. le Prof. Yung. Se basant sur une observation minutieuse des caractères de la coquille, l'auteur retrouve *L. foreli* de Clessin, dont il décrit deux variétés : var. *obtusiformis* Piaget, var. *acutispirata* Piaget. Il retrouve également *L. abyssicola* Brot avec deux variétés : var. *brotiana* Piaget, var. *macrostoma* Piaget. Quant à la *L. profunda* Cless., l'auteur ne l'a pas rencontrée. Il distingue bien dans son matériel des formes étroitement apparentées selon lui à *L. stagnalis* L., mais leurs caractères conchyliologiques ne concordent pas avec ceux de l'espèce *L. profunda* de Clessin. Il crée pour elles une espèce nouvelle, *Limnaea yungi* Piaget, avec de nombreuses variétés : var. *humilis* Piaget, var. *intermedia* Piaget, var. *ventriosa* Piaget, var. *acella* Piaget. A propos de la généalogie des espèces profondes, Piaget (65) admet

qu'elles se sont développées parallèlement aux espèces littorales, de telle façon qu'à chaque forme profonde correspond une forme littorale, ayant même origine ancestrale, conformément au tableau suivant :

Formes littorales.	Formes profondes.
L. stagnalis L.	*L. yungi* Piaget.
L. st. var. *lacustris* Stud.	*L. profunda* Cless.
L. palustris Müll.	*L. abyssicola* Brot.
L. limosa L.	*L. foreli* Cless.

Dernièrement, le même auteur (66) a décrit une nouvelle variété de la *L. profunda* Cless. qu'il a bien voulu appeler var. *roszkowskii* Piaget.

Tel est l'état actuel de nos connaissances sur les Limnées profondes du Léman et leur parenté avec les Limnées littorales.

En constatant que les auteurs dont je viens de résumer les travaux s'étaient basés uniquement sur les caractères de la coquille, il m'a paru intéressant de reprendre l'étude de la filiation des Limnées profondes en tirant tout le parti possible non plus seulement des caractères conchyliologiques, mais aussi des caractères anatomiques et en particulier de ceux de l'appareil génital dont j'ai pu établir l'importance pour la systématique dans le chapitre précédent. Comme je l'ai fait pour les Limnées littorales, je vais étudier successivement la coquille, les mâchoires, la radula et l'appareil génital des Limnées profondes.

La coquille. *Limnaea profunda* Cless. L'examen des caractères conchyliologiques des Limnées profondes récoltées jusqu'en 1913 m'a laissé d'abord dans un grand embarras. Il m'a été possible de reconnaître parmi elles, d'après la diagnose et les figures de Clessin (20, 22), un certain nombre de *L. profunda* Cless.; mais la majorité des exemplaires diffèrent du type par des détails de la coquille. Avec un matériel abondant, il est possible d'établir une série continue entre les extrêmes, sans

trouver des limites suffisamment marquées pour établir des espèces.

Lorsqu'en 1913 a paru le premier travail de PIAGET (65) sur les Mollusques de la région profonde du Léman, j'ai pu constater que l'auteur, d'après les caractères de la coquille, avait créé pour toutes ces formes différentes du type de CLESSIN une espèce nouvelle, *L. yungi* Piaget. Malheureusement, il m'a été impossible de déterminer la limite entre *L. profunda* Cless. et *L. yungi* Piag., à cause de l'existence d'un certain nombre de formes intermédiaires, ayant autant de ressemblance avec l'une qu'avec l'autre de ces deux espèces.

M. PIAGET a eu l'obligeance de déterminer un certain nombre de mes coquilles. Pour une forme critique (Pl. 15, fig. 54), il s'est trouvé dans le même embarras que moi, de sorte que, pour le moment du moins, je continuerai de me servir du nom de *L. profunda* créé par CLESSIN.

Dans la légende de la planche 15, représentant différentes formes de *L. profunda* Cless. provenant de mon matériel, je donne comme synonymes les noms que leur attribue M. PIAGET, d'après la détermination de l'auteur lui-même.

En général, la coquille chez *L. profunda* Cless. présente une ressemblance assez marquée avec celle de *L. stagnalis* L., particulièrement en ce qui concerne la hauteur des tours de spire. Il est très compréhensible que BROT, CLESSIN et PIAGET, frappés par ce caractère, aient immédiatement songé à rapprocher ces deux espèces.

CLESSIN a fait la remarque intéressante que la coquille des Gastéropodes tend à s'allonger à mesure que ces Mollusques descendent dans le fond du lac. Un exemple, typique pour lui, est présenté par la *L. foreli* Cless. dont la coquille est toujours plus haute que celle de *L. auricularia* L. qu'il considère comme son espèce souche. Toutefois, ce conchyliologiste observa que cette règle ne s'applique pas à *L. profunda* Cless. qui conserve la hauteur de la coquille typique de *L. stagnalis* L., var. *lacustris* Stud. dont elle proviendrait d'après lui. Nous verrons plus loin que cette exception bizarre n'existe pas en réalité.

Les dimensions de la coquille de *L. profunda* varient beaucoup, comme on peut s'en rendre compte par les exemplaires figurés dans la planche 15. Voici quelques chiffres :

Nombre d'exemplaires mesurés : 96.

	Coquille.		Bouche.	
	Hauteur	Largeur	Hauteur	Largeur
	en mm.		en mm.	
Maximum	14,5	8	9	6
Minimum	6	3	3	2
Moyenne	9,87	5,61	5,82	3,61

Limnaea foreli Cless. Je n'ai pas rencontré dans mon matériel des Limnées répondant exactement à la diagnose que Clessin (20) a donnée pour *L. foreli*. Par contre, les quatre Limnées provenant du lac des Quatre-Cantons, que M. le Prof. Zschokke a bien voulu me confier, sont certainement des *L. foreli* Cless.

D'après les caractères conchyliologiques, la distinction entre cette espèce et *L. profunda* Cless. est bien difficile à établir. A plusieurs reprises, j'ai rencontré dans le produit de mes dragages des formes qui me semblaient être très voisines de la *L. foreli* de Clessin, mais que M. Piaget m'a déterminées comme *L. yungi* Piag. (pour moi *L. profunda* Cless.).

Limnaea abyssicola Brot. Cette espèce me paraît extrêmement rare dans le Léman. Malgré le grand nombre de dragages opérés, je n'en ai trouvé que deux exemplaires vivants. Il semble que dans le matériel récolté par M. le professeur Yung, Piaget (65) en ait eu davantage. Je tiens cependant à remarquer qu'en se basant uniquement sur les caractères de la coquille, il est assez facile de confondre *L. abyssicola* Brot. et *L. profunda* Cless.; ainsi la fig. 143, Pl. 15 représente une coquille très semblable à celle de *L. abyssicola* Brot., bien que d'autres caractères m'aient montré qu'elle appartient à *L. profunda* Cless.

Avant de passer à l'étude des mâchoires et de la radula, je

dois dire quelques mots des particularités que présente le corps des Limnées profondes dont les caractères généraux sont ceux de toutes les Limnées.

Le corps de *L. profunda* Cless. est généralement d'une grande transparence, permettant d'apercevoir les principaux organes à la loupe. Dans la partie céphalique, on distingue une masse jaunâtre ou rougeâtre, quelquefois franchement rouge : le pharynx ou bulbe buccal avec ses muscles. Dans la portion viscérale, sous la coquille, se remarque une masse également rouge, l'estomac, entouré à droite et en arrière par un corps brun volumineux, le foie, occupant tout le tortillon viscéral jusqu'à l'apex. La peau de l'animal est parsemée de points d'un blanc laiteux, abondants surtout dans le pied; ce sont des amas de cellules glandulaires muqueuses.

André (3), chez un exemplaire de *L. auricularia* (?) trouvé à une profondeur de 40^m dans la partie du Léman appelée petit lac, a observé la production d'une quantité énorme de mucus rose finissant par recouvrir les parois de l'aquarium dans lequel le Mollusque était placé. Je n'ai jamais constaté de fait semblable. Le mucus sécrété par mes Limnées est toujours hyalin et incolore.

La transparence de l'animal permet d'observer nettement les battements du cœur et la circulation du sang, surtout dans les tentacules courts et relativement larges.

La coloration des Limnées profondes présente des caractères d'un grand intérêt. Chez la majorité des *L. profunda* Cless., le pigment noir est localisé dans le manteau et forme des traînées peu nombreuses, anastomosées, entourant des espaces circulaires incolores. La quantité de pigment varie d'un individu à l'autre, mais toujours dans des limites très restreintes ; le reste du corps est presque dépourvu de pigment. Les yeux sont pigmentés. A côté de cette forme à coloration typique, on rencontre des individus complètement privés de pigment, même dans les yeux qui paraissent roses. Les coquilles des représentants de cette variété albinotique sont figurées Pl. 15, fig. 131, 136, 137. Inversement, il existe une variété mélanotique, com-

prenant des individus dont le manteau est complètement noir sans aucune tache blanche. Le reste du corps est plus ou moins noirâtre, violacé. La planche 15 montre plusieurs coquilles de cette variété mélanotique (fig. 53, 61, 103, 130, 151, 152). Il est à remarquer qu'on ne trouve pas d'intermédiaires entre ces deux variétés et la forme type dont la variation fluctuante n'est jamais assez étendue pour faire disparaître les limites.

La *L. abyssicola* Brot., autant que j'en ai pu juger d'après l'exemplaire dont la fig. 171, Pl. 15, montre la coquille, est moins transparente que la *L. profunda* Cless. Le corps est légèrement violacé, le manteau rouge violet. Le pigment du manteau est également réparti en traînées anastomosées mais moins régulièrement que chez la *L. profunda* Cless.

Mâchoires. La mâchoire supérieure des Limnées profondes, comme celle de toutes les autres Limnées, est assez large, à bord dorsal fortement arqué, surtout chez *L. profunda* Cless. Piaget (65) en donne un dessin fait probablement d'après une mâchoire mal étalée; en réalité l'échancrure du bord supérieur n'existe pas. Le bord ventral est trilobé, à trois lobes à peu près égaux; quelquefois le lobe central peut être plus petit et plus aigu que les deux autres.

Les mâchoires latérales ne présentent pas non plus de particularités bien caractéristiques.

Radula. *Limnaea profunda* Cless. (Pl. 17, fig. 199, 200, 204, 205.) La radula de cette espèce possède un nombre de dents allant de 23-1-23 à 30-1-30. La dent centrale *(c)*, dans certains cas assez large (fig. 200), dans d'autres plus étroite et allongée (fig. 205), porte une cuspide toujours bien visible, relativement grande, très pointue (fig. 199, 200) ou au contraire arrondie (fig. 205). Les dents latérales au nombre de 5-8 sont tricuspidées. L'ectocône, le plus souvent étroit, allongé et pointu (fig. 205, 1-5), peut devenir large (fig. 200, 1) ou très court (fig. 199, 1-3). Le mésocône, ordinairement plus long que les autres cuspides, est quelquefois plus court (fig. 199, 2). L'ecto-

cône est tantôt long, étroit et pointu (fig. 200, 205), tantôt court et large (fig. 199). La fig. 205 de la Pl. 17 représente la radula d'une *L. profunda* Cless. adulte (*L. yungi* Piag.), dont la coquille porte le numéro 90 de la Pl. 15. En comparant cette radula avec celle (Pl. 17, fig. 204) d'un jeune individu de six mois, provenant d'une ponte de *L. profunda* Cless (*L. yungi* Piag.), on ne remarque guère de différences essentielles dans la forme des dents dont les dimensions sont plus considérables chez l'adulte. Cependant, avec un nombre total de dents inférieur (24 au lieu de 28), l'exemplaire jeune possède des dents latérales plus nombreuses (7) que l'adulte (6).

Par l'ensemble de ses caractères, la radula de *L. profunda* Cless. se rapproche de celle de *L. ovata* Drap. Je me hâte de dire que cette ressemblance ne démontre nullement l'existence d'une parenté quelconque entre ces deux espèces, puisque l'étude de la radula de *L. ovata* Drap. et de *L. auricularia* L. m'a révélé que, dans nombre de cas, il était impossible de distinguer celles-ci par les caractères de cet organe.

Limnaea foreli Cless. La radula des exemplaires que je dois à l'amabilité de M. le Prof. Zschokke ne diffère pas plus de celle de *L. profunda* Cless. qu'elle ne diffère entre individus appartenant à cette dernière espèce. Je renonce par conséquent à en faire la description qui serait sans intérêt.

Limnaea abyssicola Brot. (Pl. 17, fig. 201-203). Je n'ai pu étudier la radula de cette espèce que sur un seul exemplaire (fig. 202). Le nombre des dents est de 25-1-25. La dent centrale *(c)*, assez large, porte une cuspide longue et pointue. Les six dents latérales, toutes tricuspidées, ont des cuspides courtes et larges. Les dents marginales sont multicuspidées.

En se basant uniquement sur les caractères de la radula, il n'est donc guère possible de rapprocher *L. abyssicola* Brot de *L. palustris* Müll. La largeur de la dent centrale et surtout le fait que toutes les dents latérales sont tricuspidées, engageraient à apparenter la première espèce plutôt à *L. auricularia* ou *ovata* Drap.

Notons cependant que cette forme de radula ne sort pas des limites de la variation individuelle rencontrée chez *L. palustris* Müll. Dans une rangée de dents latérales de la radula de cette espèce, le nombre des dents tricuspidées peut varier entre 1 et 3 (0 et 3 en tenant compte des formes de Baker) au commencement et entre 1 et 4 à la fin de cette rangée. Donc, en admettant ces chiffres comme limite extrême, nous aurons comme nombre maximum de dents tricuspidées dans la même rangée : $3 + 4 = 7$. Or, dans la radula de *L. abyssicola* Brot, si toutes les dents latérales d'une rangée sont tricuspidées, le nombre de ces dents n'est que de 6. Il suffit d'admettre que les dents tricuspidées ont augmenté en nombre aussi bien au commencement qu'à la fin de la rangée latérale, pour passer de la radula de *L. palustris* Müll. à celle de *L. abyssicola* Brot.

Chez les exemplaires de cette dernière espèce, élevés en aquarium à partir de la ponte, la radula des individus de 6 mois (fig. 201) ou de 18 mois (fig. 203) offre nettement les caractères de la *L. palustris* Müll. La première dent latérale est tricuspidée, ainsi que les dernières ; les dents intermédiaires sont bicuspidées. Je reviendrai du reste sur cette modification de la radula dans la partie biologique de mon étude.

Appareil génital. L'appareil génital des Limnées profondes présente une conformation générale identique à celle des Limnées littorales. Comme je l'ai fait pour ces dernières, je ne présenterai que les détails des organes qui me paraissent révéler des caractères nettement spécifiques, soit : le réceptacle séminal, la prostate et les poches du pénis.

Limnaea profunda Cless. (Pl. 17, fig. 197). Le réceptacle séminal *(r. s.)* chez cette espèce présente un caractère intéressant ; il communique avec l'extrémité distale du vagin par un canal extrêmement court, à peine visible, disposition en tous points semblable à celle que j'ai toujours rencontrée chez les *L. ovata* Drap. du littoral. A l'état de vacuité, le réceptacle séminal est une poche blanche, franchement ovoïde, ca-

chée sous le vagin où il est difficile de le découvrir; mais, quand le sperme le remplit, il se redresse, se fait place en avant du vagin et prend un aspect variable selon la pression opérée sur lui par les tissus environnants. Sa coloration jaune brunâtre ou rougeâtre le fait alors reconnaître au premier coup d'œil. Sur une coupe transversale de l'animal entier, on remarque qu'il est situé du côté droit du corps, comme chez *L. ovata* Drap.

La prostate *(pr.)* est très large; la ligne de suture de ses deux plis, placée à peu près au milieu de sa face dorsale dans la région proximale, est rejetée un peu à gauche dans la partie distale. Le canal déférent *(c. d.)* quitte la prostate par son côté droit.

La première poche du pénis *(p. p.)* présente la forme d'une bouteille; la seconde poche *(s. p.)*, mince, est toujours plus longue que la première.

En consultant le tableau des caractères différentiels présentés par l'appareil génital des Limnées littorales, on se rend compte que, dans tous ses détails, l'appareil génital de *L. profunda* Cless. est identique à celui de *L. ovata* Drap.

Limnaea foreli Cless. Le réceptacle séminal, la prostate et les poches du pénis ne diffèrent pas de ceux que je viens de décrire chez *L. profunda* Cless. et par conséquent sont semblables en tous points à ceux de *L. ovata* Drap.

Limnaea abyssicola Brot (Pl. 17, fig. 194). J'ai pu étudier l'appareil génital de cette espèce sur l'un des deux exemplaires ramenés vivants par la drague (coquille Pl. 15, fig. 171), et sur plusieurs individus éclos d'une ponte et élevés en aquarium (coquilles Pl. 15, fig. 172-178).

Le réceptacle séminal (fig. 194, *r. s.*) est sphérique, volumineux, placé du côté gauche du vagin, avec l'extrémité distale duquel il communique par un long canal. La prostate *(pr.)* piriforme, mince dans sa région proximale, présente une extrémité distale renflée.

La première poche *(p. p.)* du pénis est plus longue que la seconde *(s. p.)*; celle-ci n'atteint qu'un peu plus de la moitié de la première.

Les caractères de l'appareil génital de *L. abyssicola* Brot sont donc très semblables à ceux de *L. palustris* Müll.

Etant donné la taille exiguë de l'exemplaire disséqué, il m'a été impossible d'étaler complètement l'appareil génital; le corps piriforme est resté accolé à la glande de l'albumine, et la prostate est isolée du reste de l'appareil. C'est uniquement à cause de difficultés d'ordre technique que l'appareil génital de *L. abyssicola* Brot, représenté Pl. 17, fig. 194, offre une orientation différente de celle donnée aux appareils des autres espèces, ce qui n'enlève rien à la valeur des caractères présentés par le réceptacle séminal, la prostate et les poches du pénis.

Conclusions. En me basant sur les caractères morphologiques des Limnées profondes, avant tout sur ceux de leur appareil génital, j'arrive aux conclusions suivantes :

1° Il existe dans les profondeurs du Léman deux espèces de Limnées : la *Limnaea profunda* Cless. et la *Limnaea abyssicola* Brot.

2° Les caractères de la coquille et de la radula sont insuffisants pour établir la distinction de ces deux espèces. Seuls les caractères de leur appareil génital permettent de les identifier à coup sûr.

3° L'espèce *L. foreli* Cless., comme l'espèce *L. yungi* Piaget, doivent être rattachées à l'espèce *L. profunda* Cless., en raison de l'identité des caractères de leur appareil génital et de l'existence de formes conchyliologiques intermédiaires entre ces espèces.

Filiation des Limnées profondes.

Il ressort des faits qui viennent d'être présentés que la parenté entre les Limnées profondes et les Limnées littorales, que Brot (18), Clessin (20) et Piaget (65) ont tenté d'établir, doit être revisée. Dans leurs tentatives, ces trois auteurs se

sont basés uniquement sur des analogies présentées par la coquille, sans tenir suffisamment compte des modifications qu'elle peut subir sous l'influence du milieu. La ressemblance qui existe entre les coquilles de *L. profunda* Cless. et de *L. stagnalis* L. est souvent frappante, ainsi que le montrent certains exemplaires de la première espèce récoltés devant Yvoire (Pl. 15, fig. 46-49). Mais le fait cité par Clessin (20) lui-même, que *L. profunda* Cless. fait exception à la règle générale, selon laquelle la coquille des Gastéropodes s'allonge en descendant vers le fond du lac, suggère un doute. On peut se demander si l'analogie dans la hauteur des tours de spire, présentée par les coquilles des deux espèces littorale et profonde, n'est pas une simple coïncidence. Il est, en effet, facile à concevoir que dans sa migration vers la profondeur, une espèce à tours de spire très courts, telle que la *L. ovata* Drap. ou *L. auricularia* L., puisse présenter un stade d'allongement pendant lequel elle sera fort semblable à *L. stagnalis* L. D'autre part, l'uniformité du milieu abyssal doit certainement effacer en bonne partie les caractères conchyliologiques qui permettent de séparer les espèces littorales. La difficulté que l'on rencontre à distinguer deux espèces par ailleurs nettement différentes, telles que *L. profunda* Cless. et *L. abyssicola* Brot, est à cet égard très démonstrative.

Il en est tout autrement lorsque, pour établir la parenté des Limnées profondes et des Limnées littorales, on tire parti des caractères anatomiques de l'appareil génital. Que l'on s'adresse à des exemplaires présentant dans la forme de leur coquille des différences suffisamment nettes pour permettre de les distinguer en *L. profunda* Cless., *L. foreli* Cless., *L. yungi* Piaget, on retrouve toujours la même disposition du réceptacle séminal, la même forme de la prostate, la même longueur relative des deux poches du pénis. Il en est de même pour les formes critiques, intermédiaires, même quand elles présentent, comme les formes d'Yvoire (Pl. 15, fig. 47-49), une ressemblance frappante avec *L. stagnalis* L. Or, ces caractères bien définis du réceptacle séminal, de la prostate et des poches du pénis

ne sont présentés que par une seule espèce littorale, la *L. ovata* Drap.

Mieux que toutes les discussions, le fait suivant démontrera la supériorité des caractères de l'appareil génital sur ceux de la coquille dans la détermination de l'espèce. J'ai élevé en aquarium, dans des conditions diverses de nutrition, de température et d'espace, plusieurs générations de *L. profunda* Cless. En comparant la coquille des individus de la première génération, provenant directement de la profondeur du lac, avec celles de leurs filles et petites-filles élevées en aquarium, j'ai constaté que, d'après les diagnoses des conchyliologistes, il était possible de rapporter chaque génération à une espèce différente. Etonné et craignant l'influence d'idées préconçues, je me suis permis de soumettre à la détermination de M. Piaget les coquilles de ces trois générations de Limnées. D'accord avec moi, il a rapporté la 1re génération à *L. yungi* Piaget (pour moi *L. profunda* Cless.), la 2me génération à *L. ovata* Drap., la 3me à *L. ovata* Drap., ou encore la 1re génération à *L. yungi* Piaget, la 2me à *L. ovata* Drap. et la 3me à *L. foreli* Cless.; ce qui démontre d'une façon évidente, non seulement le lien étroit qui rattache *L. profunda* Cless. et *L. foreli* Cless. à *L. ovata* Drap., mais aussi la non-hérédité des caractères acquis par la coquille sous l'influence du milieu abyssal [1]. Je reviendrai sur les résultats obtenus par l'élevage des Limnées profondes, dans la partie de mon travail traitant de l'hérédité.

La dissection de l'appareil génital des individus appartenant aux trois générations dont je viens de parler m'a montré la constance absolue des caractères du réceptacle séminal, de la prostate et des poches du pénis. Ces caractères sont héréditaires et ne varient pas avec les conditions du milieu.

L'identité de l'appareil génital de *L. abyssicola* Brot avec celui de *L. palustris* Müll. du littoral ne fait que confirmer les

[1] Dans un travail qui vient de paraître (66), j'ai constaté avec plaisir que Piaget, convaincu par les résultats de mes élevages, accepte la parenté que j'ai pu établir ainsi entre *L. yungi* Piaget et *L. ovata* Drap., et abandonne son idée première, qui était de rapporter cette forme abyssale à *L. stagnalis* L.

idées de CLESSIN sur la parenté de ces deux espèces. La coquille des individus de la 1re génération (Pl. 15, fig. 172-176) élevée en aquarium montre une tendance accentuée à revenir à la forme typique de *L. palustris* Müll., et m'a été déterminée comme telle par M. PIAGET.

D'après les diverses considérations que je viens d'exposer, je crois pouvoir conclure que des quatre espèces de Limnées littorales du Léman, soit *L. stagnalis* L., *L. auricularia* L., L. *ovata* Drap. et *L. palustris* Müll., deux seulement sont représentées dans les régions profondes, soit *L. ovata* Drap. par *L. profunda* Cless. et *L. palustris* Müll. par *L. abyssicola* Brot.

NOMENCLATURE.

Dans ma note préliminaire (71) sur les Limnées de la faune profonde du lac Léman, je me suis permis de me prononcer contre la distinction spécifique des formes profondes établie par CLESSIN. J'ai proposé au contraire de rapporter la *L. profunda* Cless. et la *L. foreli* Cless. à l'espèce *L. ovata* Drap. sous le nom de *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless.; la *L. abyssicola* Brot à l'espèce *L. palustris* Müll. comme *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot.

Dans ses récents travaux, PIAGET (65, 66) soutient que les Limnées profondes représentent des espèces différentes de celles du littoral. Les unes et les autres possèdent des ancêtres communs; mais, en se développant dans des conditions dissemblables, elles ont, conchyliologiquement parlant, acquis des caractères spécifiques distincts. J'ai discuté ailleurs (72) la façon de voir de cet auteur; je me contente de répéter ici qu'il m'est impossible d'admettre une distinction spécifique, basée sur des caractères tels que ceux de la coquille, acquis sous l'influence du milieu et non héréditaires. Mais, à côté des variétés profondes que les fluctuations de la coquille permettent de séparer des espèces types littorales, nous trouvons chez les Limnées du Léman des variétés d'un autre ordre, qu'on peut ramener aux variétés régressives (peut-être pour l'une d'elles

à l'espèce élémentaire) de De Vries (89). Telle est, par exemple, la variété albinotique de *L. ovata* Drap. (*L. ovata* Drap. var. *köhleri* Honigmann), dont l'absence de pigment est probablement un caractère héréditaire. Dans la même espèce, je trouve aussi une variété mélanotique dont la forte pigmentation est transmissible.

Logiquement, on devrait, pour créer une variété, faire passer les caractères héréditaires avant les fluctuations, c'est-à-dire, dans le cas particulier, se baser d'abord sur la coloration, ensuite sur les caractères conchyliologiques. Pour ne pas compliquer outre mesure la nomenclature, je me contenterai d'accoler les noms indiquant ces deux sortes de variétés.

Nous aurons donc pour les formes profondes de *L. ovata* Drap. :

L. ovata Drap. var. *profunda* Cless. *typica;*
L. ovata Drap. var. *profunda* Cless. *melanotica;*
L. ovata Drap. var. *profunda* Cless. *albinotica.*

Pour cette dernière variété, je devrais, d'après la loi de priorité, conserver le nom que lui a donné Honigmann, c'est-à-dire *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless. *köhleri* Honigm. Il me semble que le nom *albinotica* est plus expressif.

Pour avoir une nomenclature complète, je suis obligé de tenir compte des distinctions basées sur les caractères conchyliologiques; mais les pseudo-espèces de Clessin et de Piaget vont passer d'un coup au rang de sous-variétés et les variétés du dernier auteur au rang de formes. Le petit tableau suivant récapitule cette nomenclature.

Espèce.	Variétés.	Sous-variétés.	Formes.
Limnaea ovata Drap.	*profunda* Cless. *typica*	*profunda* Cless. s. str.	*roszkowskii* Piag.
	profunda Cless. *melanotica*	*foreli* Cless.	*obtusiformis* Piag. *acutispirata* Piag.
	profunda Cless. *albinotica*	*yungi* Piag.	*humilis* Piag. *intermedia* Piag. *ventriosa* Piag. *acella* Piag.

J'admets la possibilité que chacune des variétés présente les trois sous-variétés. Je ne les ai cependant rencontrées que chez *L. ovata* Drap. var. *profunda-typica*. Chez *L. ovata* Drap. var. *profunda-melanotica*, je n'ai observé que les deux sous-variétés *profunda* s. str. et *yungi*; chez *L. ovata* var. *profunda-albinotica*, seulement la sous-variété *yungi*.

La nomenclature des formes profondes de *L. palustris* Müll. me paraît devoir être la suivante :

Espèce.	Variété.	Formes.
Limnaea palustris Müll.	*abyssicola* Brot	*brotiana* Piag. *macrostoma* Piag.

Telle est, en conciliant les points de vue biologique et conchyliologique, la nomenclature seule logique et correcte. J'avoue que je n'ai pas le moindre espoir de voir un jour une Limnée profonde ornée d'une étiquette portant, pour ne citer qu'un exemple pris au hasard :

Limnaea ovata Drap. var. *profunda-melanotica* Roszk. sous-var. *foreli* Cless. forma *acutispirata* Piaget.

Ce n'est du reste aucunement mon ambition ; je me contente d'avoir pu démontrer que les Limnées profondes du Léman ne forment pas des espèces distinctes mais ne sont que les représentants abyssaux des espèces littorales.

DEUXIÈME PARTIE

Observations biologiques.

Distribution horizontale et verticale des Limnées dans le Léman.

La distribution des Limnées dans le Léman est liée jusqu'à un certain point à la configuration des côtes et à la répartition de la flore verte. Je crois utile de caractériser en quelques mots ces deux facteurs, pour la région que j'ai explorée et que

j'ai appelée ma base d'opérations. Je renvoie pour plus de détails à l'ouvrage classique de F.-A. Forel : *Le Léman* (44).

La rive du lac qui s'étend entre l'embouchure du Flon et celle de la Paudèze est peu accidentée ; cependant, sa partie occidentale comprise entre le Flon et Ouchy appartient au golfe des Pierrettes et présente une grève inclinée en pente douce, recouverte de sable fin et mobile, dépourvue de végétation. D'Ouchy à l'embouchure de la Paudèze, la grève au contraire est formée par une muraille rocheuse à forte déclivité, se prolongeant sous l'eau de un à deux mètres, riche en Algues et en Mousses.

La beine qui fait suite à la grève est très large au fond des Pierrettes ; entre Ouchy et la Paudèze, elle est plus réduite. Cette beine présente les caractères suivants. « Au pied de la grève, à l'endroit où finissent les galets, est une bande vaseuse où croissent les forêts des plantes aquatiques, *Potamogeton, Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, etc... Plus en avant, jusqu'au bord du mont, est un sol sableux, stérile, contenant très peu d'animaux et des plantes, quelques *Chara* ou *Nitella*... sur les flancs du mont, sable et vase ; au pied du mont : vase. » (Forel, 44.)

Au delà de la beine s'étend le talus, bord immergé du bassin, d'une hauteur maximale de 305^{m}. Ce talus est recouvert par les alluvions lacustres sous forme d'une vase extrêment fine et consistante, contenant de nombreux débris d'animaux provenant de la faune profonde, mais surtout de la faune pélagique.

La flore verte dont l'existence est liée à l'action de la lumière ne descend pas au-dessous de 25-30^{m} dans le Léman. Par une exception inexplicable, devant Yvoire, la mousse verte (*Thamnium alopecurum* var. *lemani* Schnetzler) se rencontre jusqu'à la profondeur de 60^{m}. Ce fait intéressant influe sur la distribution et la forme des Limnées habitant cette région.

Les grèves à parois rocheuses présentent une riche végétation. Les grèves sablonneuses, au contraire, sont stériles, sauf sur certains points, comme le fond du golfe des Pierrettes où végètent de nombreux roseaux.

Du pied de la grève au commencement du talus, l'aire occupée par la flore verte paraît divisée en deux bandes plus ou moins parallèles à la rive et séparées l'une de l'autre par une zone stérile. Il faut ajouter qu'il existe, et quelquefois sur de grandes distances, des interruptions de ces bandes de végétaux.

Au dessous de 30^{m}, la flore verte disparaît, sauf sur la moraine d'Yvoire ; à sa place nous trouvons le « feutre organique » de Forel, c'est à dire « la couche d'Algues filamenteuses ou cellulaires qui végètent à la surface du sol, sur le plancher de toute eau courante ou stagnante... Il a été constaté positivement dans le Léman, jusqu'à la profondeur de 80^{m} en hiver. » (Forel, 44.) L'auteur met en doute son existence dans des profondeurs plus considérables.

Distribution des Limnées littorales.

Les trois espèces de Limnées appartenant strictement à la faune littorale du Léman, soit *L. stagnalis* L., *L. ovata* Drap. et *L. auricularia* L., se rencontrent en abondance sur les grèves couvertes de pierres moussues ; par contre, dans les régions où cette grève présente des sables mobiles, l'habitat de ces Mollusques est localisé aux endroits garnis de roseaux. La première zone à flore verte héberge une quantité considérable de Limnées appartenant aux trois espèces, disséminées d'une façon à peu près régulière. Au point de vue de la fréquence, *L. stagnalis* L. tient le premier rang ; viennent ensuite *L. ovata* Drap. puis *L. auricularia* L. A l'embouchure des rivières, de la Morge par exemple, je n'ai trouvé que des *L. ovata* Drap en très grand nombre. Je reviendrai sur cette particularité dans la discussion de l'origine des formes profondes. Un autre fait, également intéressant à cet égard, est que les endroits à grève formée de roches abruptes et stériles, Rivaz par exemple, sont complètement dépourvus de Limnées.

Dans la seconde zone de la beine, sablonneuse et stérile, on ne rencontre pas de Gastéropodes qui ne réapparaissent que

dans la région à flore verte, recouvrant le mont de la beine. Mais on y chercherait vainement des exemplaires de *L. stagnalis* L. Tous les individus qui s'y trouvent appartiennent au sous-genre *Gulnaria*. Les uns présentent une coquille de *L. ovata* Drap. (Pl. 14, fig. 24-26), les autres de *L. auricularia* L. (Pl. 14, fig. 22-23) ; mais les caractères de l'appareil génital montrent que ces individus se rattachent tous à la première espèce. Ce qui nous oblige d'admettre que, seule, *L. ovata* Drap. descend d'une façon normale jusqu'à la limite inférieure de la flore verte, tandis que *L. stagnalis* L. et *L. auricularia* L. restent confinées sur le littoral. Il est certain qu'accidentellement des exemplaires de ces deux dernières espèces peuvent être entraînés dans la profondeur où l'on peut rencontrer leurs coquilles vides ou même des individus vivants. Dans le golfe des Pierrettes, par 60^{m} de fond, j'ai trouvé une coquille appartenant à un jeune exemplaire de *L. stagnalis* L. A la profondeur de 280^{m}, devant Ouchy, j'ai recueilli deux Limnées dont la taille, la forme de la coquille, la coloration ne permettaient pas de mettre en doute leur qualité de membres de la faune littorale. L'une était une *L. ovata* Drap., l'autre une *L. auricularia* L., mais dont la coquille (Pl. 14, fig. 21) ressemblait d'une façon frappante à celle de la première espèce. Leur état pitoyable témoignait des vicissitudes subies pendant leur charriage vers les abysses. Des faits semblables nous permettent seulement de constater que les vagues et les courants peuvent entraîner au large des Limnées littorales, probablement fixées à des débris de bois ou de plantes et qui, après avoir mangé leur radeau de fortune, coulent à fond.

La *L. palustris* Müll., comme je l'ai déjà indiqué, n'appartient pas actuellement à la faune littorale du lac. L'embouchure du Flon présente sur sa rive droite et sur sa rive gauche des petites mares ; les premières sont aujourd'hui complètement séparées du lac, tandis que les secondes peuvent être encore envahies par les hautes eaux. Les mares de la rive droite sont habitées par de nombreuses *L. palustris* Müll., tandis que celles de la rive gauche en sont totalement dépourvues et ne

contiennent que des *L. stagnalis* L. J'ai trouvé également *L. palustris* Müll. près de Vidy. Dans cette région, les mares, autrefois très étendues, sont aujourd'hui en voie de disparition, comblées petit à petit du côté du lac par les ordures ménagères de la ville de Lausanne. Il en est de même dans bien d'autres stations des rives du Léman où les travaux d'asséchement et de drainage entraînent la disparition des mares. Il s'ensuit que la *L. palustris* Müll. se fait rare et que sa zone d'habitat s'éloigne de plus en plus des bords du lac.

Distribution des Limnées profondes.

La distribution horizontale des Limnées profondes dans le Léman nous révèle une particularité extrêmement intéressante, déjà signalée pour le lac de Lugano par W. Fehlmann : « Der allgemeine Satz, dass Gastropoden nur da in bedeutendere Tiefen vordringen, wo eine wohlausgebildete Littoralzone die Entwicklung der uferbewohnenden Schneckenfauna ermöglicht, findet im Luganer See seine volle Bestätigung. Selbst schmale Littoralbezirke können im Ceresio Schnecken nach der Tiefe entsenden. Als Beleg mag das Ufer von Caslano dienen, wo eine Littoralbildung von nur ca. 3 Km Länge schon genügt um mehreren Molluskenarten das vordringen in die Tiefe zu gestatten. Kaum 1 Km. südlicher konnte dagegen nicht ein lebendes Exemplar erbeutet werden » (32).

Pour le Léman, j'ai pu constater le même fait devant Rivaz. Dans cet endroit, la grève est très abrupte, exposée aux vagues et dépourvue de toute végétation. Ces conditions sont très défavorables à l'existence des Limnées littorales et, en effet, il m'a été impossible d'en découvrir un seul exemplaire. De même, les dragages opérés à cet endroit sont restés totalement infructueux et je n'ai pas pu y récolter une seule Limnée profonde.

La distribution verticale de la *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless. est très étendue. On la rencontre déjà à une profondeur inférieure à 30^{m} et elle descend jusque dans les plus grands

fonds. Mais il faut remarquer que sa fréquence diminue à mesure que la profondeur augmente, comme le montrent les dénombrements suivants faits d'après des dragages opérés à diverses profondeurs, au même endroit et le même jour. La quantité de limon récoltée par la drague était la même dans tous les cas.

Golfe des Pierrettes.

Profondeur.	Nombre d'exemplaires.
40^{m}	8
55^{m}	6
60^{m}	3
65^{m}	1

Ouchy.

Profondeur.	Nombre d'exemplaires
40^{m}	7
60^{m}	4
80^{m}	2

Cette règle peut présenter des exceptions. Ainsi, un coup de drague opéré par 100^{m} de fond devant Ouchy, m'a donné 57 Limnées. Ce fait est resté unique et l'état des exemplaires recueillis montrait qu'ils étaient sortis de l'œuf depuis peu de temps. Il est possible que, par le plus grand des hasards, la drague ait ramassé une ponte de Limnée littorale, entraînée accidentellement dans le fond où les œufs venaient d'éclore.

Quant à la distribution des diverses sous-variétés et formes de *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless., je n'ai pu découvrir aucune règle ; elles semblent se rencontrer indifféremment à toutes les profondeurs (voir Pl. 15, où les Limnées sont rangées d'après la profondeur).

La *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot est si rare qu'il ne m'est guère possible de parler de sa distribution. J'ai recueilli les deux exemplaires appartenant d'une façon indiscutable à cette variété, devant Ouchy, l'une à 85, l'autre à 100^{m} de profondeur. Les dragages de M. le professeur Yung semblent avoir été plus fructueux à cet égard (voir Piaget, 65). Cependant, relativement à la fréquence de *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless., *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot doit être considérée actuellement comme très rare, alors que F. A. Forel la

signalait comme très fréquente dans les fonds de 30 à 100^{m} devant Morges, dans les années 1870-1875 (44).

Je reviendrai plus loin sur cette distribution des Limnées et sur les précieux arguments qu'elle fournit lorsqu'on discute de l'origine des formes profondes.

Nourriture.

Les Limnées littorales sont principalement herbivores, quoique elles ne dédaignent pas les animaux fixés sur les plantes qu'elles broutent. Brockmeier (16) a vu des *L. stagnalis* L. avaler du plancton. En aquarium, il est possible de les nourrir de pain et de blanc d'œuf coagulé. Ceci démontre que le qualificatif d'omnivores leur conviendrait peut-être mieux que celui d'herbivores. Cependant, leur régime normal est certainement le régime végétarien. Dans l'estomac des Limnées littorales, on trouve des feuilles de plantes aquatiques découpées en fragments quadrangulaires tous de même grosseur. A partir d'une profondeur de 30^{m}, c'est-à-dire au-dessous de la limite de la flore verte, ce régime change naturellement du tout au tout. Les Limnées, devenues dans les fonds du Léman des animaux limicoles, avalent avec le limon quantité d'êtres vivants ou des cadavres appartenant à la faune profonde ou provenant de la sédimentation de la faune pélagique. Leur estomac et leur intestin sont littéralement farcis de Diatomées, de carapaces de Phyllopodes, de Copépodes, d'Ostracodes, d'œufs de Vers et même de larves de Chironomes. En un mot, tout leur est bon dans ce milieu où elles n'ont pas la possibilité de faire un choix.

Les Limnées littorales, elles-mêmes, offrent, dans leur jeune âge du moins, une proie facile aux Poissons, aux Tritons et aux Oiseaux. Les adultes, protégés par leur coquille, courent beaucoup moins de risques. Cependant, comme j'ai pu l'observer dans mes aquariums, le Dytique affamé les tue et les dévore. Mais il arrive souvent que les tentacules de l'animal sont mordus et amputés par ses ennemis comme le montre la fréquence

des malformations de ces appendices, résultant d'une régénération anormale.

Les Limnées profondes, malgré leur habitat, ne sont pas complètement hors de danger. Le Roux (73) a trouvé dans l'estomac d'un Corégone du lac d'Annecy une *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot.

Respiration.

Alors que les Limnées littorales respirent l'oxygène de l'air libre, venant ouvrir leur sac pulmonaire à la surface pour renouveler leur provision d'air, le poumon des Limnées profondes est toujours rempli d'eau, ce qui a souvent fait croire à un retour à la respiration branchiale par adaptation à la vie abyssale.

Pauly (62) a démontré que cette interprétation n'était pas exacte. Les Limnées possèdent une respiration cutanée suffisamment active pour suppléer à la respiration pulmonaire lorsque les conditions du milieu entravent les fonctions du poumon. L'auteur se base sur les observations suivantes. Une *L. stagnalis* L., dont le sac pulmonaire était vide et complètement contracté, a vécu 90 jours dans un aquarium sans aucun rapport avec l'air atmosphérique. Pendant tout ce temps, pas une goutte d'eau n'a pénétré dans le poumon. La respiration s'effectuait exclusivement par la peau. Pauly a également observé que, chez des individus à cavité pulmonaire pleine d'eau, les courants d'échange entre cette cavité et le milieu étaient extrêmement faibles et que le volume du poumon ne variait pas ; ce qui semble démontrer qu'ici encore, la respiration pulmonaire eût été insuffisante pour entretenir la vie de l'animal sans l'intervention de la respiration cutanée.

Clessin (20) a attiré l'attention sur le fait que les Limnées littorales viennent à la surface renouveler leur provision d'oxygène seulement en été, quand l'eau, par suite de sa température élevée, est pauvre en gaz dissous. Pendant tout l'hiver, elles restent sous l'eau ; la respiration cutanée leur suffit.

De ses expériences sur les Limnées, WILLEM (94) tire également cette conclusion : « Chez les Basommatophores, la respiration cutanée est plus importante que la respiration pulmonaire, et à elle seule elle peut suffire à la vie de ces animaux. »

Tous ces faits semblent bien montrer que la présence de l'eau dans le sac pulmonaire des Limnées profondes ne constitue pas un argument permettant de prétendre que cet organe respiratoire s'est adapté aux conditions du milieu abyssal. Il est beaucoup plus juste de dire qu'à la température basse qui règne dans les fonds, les phénomènes respiratoires considérablement ralentis s'effectuent uniquement par les téguments découverts.

La structure du sac pulmonaire rempli d'air des Limnées littorales comparée à celle de cet organe rempli d'eau des Limnées profondes n'offre pas de différences permettant de reconnaître leur habitat. En dessous de l'épithélium superficiel dorsal plus ou moins pigmenté, on voit un tissu conjonctif riche en lacunes dont les dimensions varient selon l'état de plus ou moins grande extension dans lequel les animaux ont été tués. Le tissu conjonctif est composé de petites cellules à prolongements ramifiés, parmi lesquelles se voient de très grosses cellules à protoplasme vacuolaire. Ce tissu conjonctif est plutôt dense contre l'épithélium simple, cuboïde ou cylindrique qui revêt le plafond du sac. Des faisceaux de fibres musculaires sont plaqués contre la face interne de l'épithélium qui limite la cavité respiratoire.

Quelles sont les parties du corps où siège plus spécialement la respiration cutanée ? SIMROTH (79) indique les tentacules : « Die Limnæen mit ihren breiten, etwa gleichseitig dreieckigen Fühlern haben diese förmlich zu Kiemen umgebildet ; am Aussen-und Innenrande, bei der grossen *L. auricularis* L. am schönsten sichtbar, läuft ein Gefäss entlang, und beide senden einander fein verästelte Blutgefässe in Menge zu ; das eine wird als Vene, das andere als Arterie aufzufassen sein. » La partie du manteau qui fait saillie au-dessus de la tête me paraît jouer également un grand rôle respiratoire, surtout par sa sur-

face inférieure, la supérieure étant recouverte par la coquille. Les coupes passant dans cette région montrent une quantité de lacunes sanguines que l'on ne retrouve nulle part ailleurs. Enfin, dans toute la partie antérieure du corps, au-dessous de l'épithélium cutané, se rencontrent des lacunes semblables, particulièrement visibles chez les animaux qui ont été tués brusquement et dont le sang n'a pu refluer vers le cœur.

Il peut paraître singulier que le poumon des Limnées profondes soit toujours plein d'eau, puisqu'il ne fonctionne plus comme appareil respiratoire. Mais les Limnées littorales, au sortir de l'œuf, présentent la même particularité et l'eau n'est remplacée par l'air que lorsqu'elles peuvent parvenir à la surface. Cette dernière possibilité est interdite aux Limnées profondes. Mais, si on les transporte dans de l'eau à température élevée et dans des conditions qui leur permettent de reprendre contact avec l'atmosphère, elles ne tardent pas à expulser le contenu liquide de leur sac pulmonaire pour le remplacer par de l'air. Le fait est facilement compréhensible. Parallèlement à l'élévation de la température, la consommation d'oxygène augmente d'une part, et de l'autre la quantité de ce gaz dissoute dans l'eau diminue ; l'animal est obligé d'avoir recours à toutes les sources d'oxygène pour éviter l'asphyxie.

Vision.

L'œil des Limnées littorales présente une structure à peu près semblable à celle de tous les autres Gastéropodes pulmonés. Je ne donnerai pas ici les détails de structure de cet organe que j'ai l'intention de décrire dans un travail ultérieur; je puis dire seulement que, comme chez les représentants du genre *Physa* dont l'œil a été étudié par Pilossian (67), toutes les cellules rétiniennes sont pigmentées. En avant de l'œil on constate une vaste lacune sanguine, signalée déjà par Willem (90, 92), se prolongeant dans les tentacules. Une seconde lacune est située derrière l'œil.

Les observations de Willem (91, 92) semblent prouver que

l'animal n'est pas impressionné par les images des objets environnants. La situation particulière de l'organe visuel ne facilite évidemment pas sa fonction. YUNG (95, 96) a même démontré que chez *Helix pomatia* L. l'œil est un organe sans fonction apparente ; il est probable qu'il en est de même chez les Limnées.

La région profonde du Léman étant, d'après les observations de FOREL (36, 39, 40, 41, 42, 44, 46), complètement privée de lumière, à partir de 50^{m} en été, de 100^{m} en hiver, il semble que les yeux des Limnées abyssales, comme ceux de certains Gastéropodes cavernicoles ou menant une vie souterraine, devraient présenter des caractères régressifs ou avoir complètement disparu. Il n'en est rien. F.-A. FOREL avait déjà fait la remarque (39, 44) qu'extérieurement du moins les organes visuels de ces animaux paraissent normalement développés. Mes recherches histologiques ne font que confirmer cette observation. Les yeux des Limnées profondes sont relativement plus petits que ceux des Limnées littorales, mais leur structure est tout à fait semblable à celle de ces dernières, ne présentant aucune régression, même chez les individus appartenant à la variété albinotique, dont les yeux roses ne possèdent pas trace de pigment noir.

REPRODUCTION.

La reproduction des Limnées littorales est soumise à une périodicité qui semble étroitement liée aux variations de la température. Depuis le mois de mars jusqu'à l'automne, on trouve des pontes sur les plantes aquatiques ; mais elles font défaut pendant les mois d'hiver. Dans les fonds, où la variation saisonnière de la température n'est plus sensible, la reproduction semble se faire sans arrêt. J'ai trouvé des œufs et de jeunes exemplaires de Limnées profondes pendant tous les mois de l'année. Il est possible que, comme certains organismes des pays à température constante, les Limnées abyssales présentent des périodes de reproduction séparées par des

périodes de repos variant d'un individu à l'autre, ce qui fait que pendant toute l'année on trouve côte à côte des animaux en pleine fonction reproductrice et d'autres momentanément stériles. Le caractère individuel de cette périodicité rend difficile l'affirmation de son existence ; les Limnées profondes élevées au laboratoire où la variation saisonnière de la température est peu sensible, ne se reproduisaient pas d'une façon continue.

W. Dybowski (30) a montré que les Limnées commencent à s'accoupler dès l'âge de 9 mois. Il est impossible de dire comment ces animaux se comportent à cet égard dans le milieu abyssal. Voici cependant les observations que j'ai pu faire chez les Limnées profondes élevées en aquarium. Des œufs, pondus le 20 août 1911, sont éclos un mois plus tard, le 21 septembre. Le 18 juin 1912 j'ai trouvé dans l'aquarium de mes jeunes Limnées deux pontes dont les œufs présentaient un stade assez avancé de développement. D'après l'état des embryons, la ponte devait avoir eu lieu quinze jours auparavant. Ce qui montre que les individus observés avaient atteint leur maturité sexuelle au bout de 8 mois et demi, chiffre peu différent de celui donné par W. Dybowski.

Les pontes des Limnées profondes contiennent généralement de 2 à 18 œufs, enveloppés comme ceux des espèces littorales dans une masse gélatineuse transparente ; ce nombre d'œufs est bien inférieur à celui des pontes des Limnées littorales. F.-A. Forel (39) a cependant trouvé à une profondeur de 45^m devant Morges une ponte de 60 œufs. Il me semble probable qu'elle venait du littoral, car, ayant eu l'occasion d'examiner bien des pontes de Limnées profondes, je n'ai jamais constaté un nombre d'œufs supérieur à 18.

Si la différence dans la quantité d'œufs pondus par les Limnées littorales et profondes peut s'expliquer par la réduction de la taille de ces dernières, on peut se demander pourquoi leurs pontes présentent un nombre d'œufs variant de 2 (rarement un seul) à 18. Peut-être F.-A. Forel (39) était-il dans le vrai en disant : « Ces différences dans la richesse des pontes

viennent probablement de la transformation plus ou moins complète en espèces abyssales, suivant que l'acclimatation dans la région profonde a eu lieu pendant un plus ou moins grand nombre de générations. » On pourrait en déduire que les générations successives des Limnées abyssales sont de moins en moins prolifiques et que par conséquent leur descendance est limitée.

Variabilité.

Les variations présentées par la coquille des Limnées ont été, me semble-t-il, traitées surtout d'une façon descriptive et les auteurs se sont appliqués à désigner chaque variété par un nom, sans trop s'occuper des règles suivies par cette variation et des facteurs qui l'ont provoquée. La détermination expérimentale de l'influence que peuvent exercer sur elle les conditions du milieu nécessitera encore bien des recherches, et l'application des méthodes biométriques, destinées à établir ses limites, est encore à faire. Mais une étude de ce genre exige, pour donner des résultats appréciables, des années d'observations; pour l'instant je ne ferai qu'indiquer quelques caractères de la variation des Limnées du Léman.

Limnaea stagnalis L. La variation de la coquille chez cette espèce porte principalement sur la hauteur de la spire. Les endroits bien abrités contre l'action des vagues, les fonds couverts de roseaux, les ports protégés par des brise-lames sont habités par la *L. stagnalis* L. var. *intermedia* Godet. à longue spire, tandis que les points du littoral où l'eau subit de violents remous n'hébergent guère que *L. stagnalis* L. var. *lacustris* Stud. dont la coquille est caractérisée par le raccourcissement de sa spire et sa forme globuleuse. On pourrait dire que l'animal tend à réagir contre l'action des vagues en fabriquant une coquille offrant pour un volume déterminé une surface minimale. Je donne (Pl. 14, fig. 1-8) quelques exemples montrant ce raccourcissement de la spire. Cette réaction contre l'agitation du milieu se manifeste, en outre par un élargissement de la

bouche de la coquille qui permet à l'animal d'étaler son pied même lorsque celle-ci est pressée contre le substratum. La Limnée peut ainsi utiliser toute la surface adhésive de sa sole pédieuse sans exposer son corps aux remous. Les fig. 9-14 de la pl. 14 montrent une série de Limnées dont la bouche varie depuis la forme relativement étroite jusqu'à la forme très large.

Si nous nous plaçons au point de vue finaliste, d'après lequel il suffit de démontrer l'utilité d'un caractère morphologique pour en expliquer son apparition et son existence, la variation de la coquille de *L. stagnalis* L. est aisée à comprendre. Mais nous ne savons rien du processus intime par lequel l'agitation mécanique du milieu peut influencer dans un sens déterminé la forme de la coquille ou plutôt celle du manteau qui la sécrète.

La règle générale, qui peut s'exprimer par ces mots « présenter aux vagues un minimum de surface d'action dans les endroits découverts », souffre quelques exceptions; chez la forme *turgida,* par exemple (Pl. 14, fig. 15), la surface est augmentée par l'aplatissement de la partie supérieure des tours de la spire.

Mentionnons enfin que, comme partout, on trouve chez *L. stagnalis* L. du Léman, plus rarement chez les autres espèces, ces intéressantes malformations que les auteurs allemands appellent « Hammerschlägigkeit ». Leur origine et leurs causes nous sont inconnues, car ni la théorie de Hazay (chocs mécaniques), ni celle de Brockmeier (influence d'une inanition temporaire) ne sont, comme l'a démontré Bollinger (11) suffisantes pour les expliquer.

Limnaea auricularia L. et *Limnaea ovata* Drap. Ces deux espèces présentent dans leur variation un phénomène de convergence qui rend leur séparation difficile, du moins par les caractères de la coquille. Bollinger (11) a fait voir qu'elles se touchent par l'intermédiaire de la variété *ampla* Hart. Mes recherches, basées sur l'anatomie de l'appareil génital, confirment

l'opinion de cet auteur et démontrent que les individus de cette variété peuvent appartenir à *L. auricularia* L. (Pl. 14, fig. 16-17) aussi bien qu'à *L. ovata* (Pl. 14, fig. 22-23). Mais par leurs caractères conchyliologiques, ces deux espèces non seulement se touchent mais se superposent ; c'est-à-dire que la variation peut amener la coquille de *L. auricularia* L. à ressembler étrangement à celle de *L. ovata* Drap. presque typique (Pl. 14, fig. 21) et vice versa. Les caractères de l'appareil génital permettent seuls de se rendre compte de cette variation extrême dont les causes nous échappent totalement.

Dans le Léman, j'ai rencontré des formes allongées typiques de *L. ovata* Drap. (Pl. 14, fig. 29-31) à l'embouchure de la Morge, c'est-à-dire dans l'eau courante. Les endroits calmes du littoral donnent généralement des formes plus grandes et plus amples. A 25-30^{m} de profondeur, les nombreuses *L. ovata* Drap. que l'on rencontre ont de grandes coquilles (Pl. 14, fig. 24-26), quelquefois très semblables à celles de *L. auricularia* L. var. *ampla* Hart. (Pl. 14, fig. 22-23).

La variation que subit *L. ovata* Drap. sous l'influence du milieu abyssal porte principalement sur la taille, l'épaisseur et la coloration de l'animal lui-même. Au point de vue conchyliologique, la variation se marque par un allongement des tours de la spire, très distinct chez la sous-variété *yungi* Piaget, moins évident chez *foreli* Cless. dont la coquille se rapproche le plus de celle des formes littorales. Je rappelle que c'est essentiellement cet allongement de la spire qui a incité divers auteurs à rapporter les formes profondes de *L. ovata* Drap. à *L. stagnalis* L.

La coquille est beaucoup plus mince que celle des formes littorales et son manque de pigment la rend presque transparente.

Les causes qui provoquent cette variation sont certainement multiples et par là difficiles à déterminer ; il est très possible que le changement de nutrition joue un rôle important dans la diminution de la taille. La limite inférieure de la flore verte, à 25-30^{m} de profondeur, établit une véritable barrière entre les Limnées de grande taille vivant au-dessus et les Limnées de

taille réduite reléguées au-dessous. Devant Yvoire où la flore verte descend jusqu'à 60^{m}, les Limnées retirées de cette profondeur se rapprochent beaucoup par leurs dimensions des Limnées littorales.

Quant à l'allongement de la coquille, il est bien difficile de découvrir ses causes. La locomotion à la surface du substratum limoneux, particulièrement pénible, a peut-être amené un allongement du corps, du manteau et par conséquent de la coquille qui le recouvre. Sur la moraine d'Yvoire, à une profondeur de 30^{m} déjà, on rencontre des formes allongées (Pl. 15, fig. 36-44), tandis que partout ailleurs, à profondeur égale, se montrent des formes *ampla* et *patula*. Forel (44) a admis dans cette région l'existence d'un courant ; or, j'ai indiqué plus haut que les formes allongées des *L. ovata* Drap. littorales se rencontrent surtout à l'embouchure des rivières. En outre, devant Yvoire, le revêtement végétal du fond n'est pas continu, ce qui oblige les Limnées à ramper fréquemment sur le limon. Les influences du mouvement de l'eau et du substratum semblent donc s'additionner et se traduire par un allongement tout particulier de la coquille. Cependant, je reconnais que cette hypothèse présente des points faibles et que, même dans des aquariums à eau stagnante, il est possible d'obtenir des formes allongées de *L. ovata* Drap. typique.

Si les deux principales conditions qui déterminent la métamorphose des Limnées littorales en Limnées profondes sont le changement de nourriture et de substratum, la rareté des formes intermédiaires est facilement explicable. La limite entre les zones littorale et profonde est nettement marquée par l'arrêt de la flore verte et l'apparition du fond limoneux et le passage d'une zone à l'autre se fait d'une façon assez brusque. Cependant, je crois que, par leur taille les Limnées profondes d'Yvoire, et par les caractères de leur coquille les exemplaires de la sous-variété *foreli* Cless., doivent être considérés comme des formes intermédiaires entre *L. ovata* Drap. littorale et *L. ovata* Drap. profonde. Piaget donne deux figures de *L. foreli* Cless. dont l'une (65, fig. 11) représente un individu se rapprochant

de *L. ovata* Drap. du littoral, tandis que l'autre (65, fig. 10) est semblable à *L. ovata* Drap. franchement profonde.

J'ai tenté de donner une représentation graphique de la variation de la coquille chez *L. ovata* Drap. et *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless., en procédant de la façon suivante. Après avoir mesuré sur 67 formes littorales et 94 formes profondes adultes, la hauteur et la largeur de la coquille, la hauteur et la largeur de la bouche, je compte le nombre des individus dont l'une de ces dimensions est comprise entre des limites déterminées, ce qui me donne les tabelles ci-dessous.

Limnaea ovata Drap.

Hauteur de la coquille.		Largeur de la coquille.		Hauteur de la bouche.		Largeur de la bouche.	
mm.	Nombre d'exemplaires.	mm.	Nombre d'exemplaires.	mm.	Nombre d'exemplaires.	mm.	Nombre d'exemplaires.
14,5		9,5		10,5		7,5	
	8		1		3		4
15,5		10,5		11,5		8,5	
	19		10		10		17
16,5		11,5		12,5		9,5	
	15		18		22		23
17,5		12,5		13,5		10,5	
	14		17		12		8
18,5		13,5		14,5		11,5	
	4		7		11		9
19,5		14,5		15,5		12,5	
	3		6		4		5
20,5		15,5		16,5		13,5	
	3		7		4		1
21,5		16,5		17,5		14,5	
	1		1		1		
22,5		17,5		18,5			

Limnaea ovata var. *profunda* Cless.

Hauteur de la coquille.		Largeur de la coquille.		Hauteur de la bouche.		Largeur de la bouche.	
mm.	Nombre d'exemplaires.	mm.	Nombre d'exemplaires.	mm.	Nombre d'exemplaires.	mm.	Nombre d'exemplaires.
5,5		2,5		2,5		1,5	
	6		8		4		14
6,5		3,5		3,5		2,5	
	5		13		14		35
7,5		4,5		4,5		3,5	
	17		32		24		35
8,5		5,5		5,5		4,5	
	16		27		26		9
9,5		6,5		6,5		5,5	
	16		11		19		1
10,5		7,5		7,5		6,5	
	14		3		6		
11,5		8,5		8,5			
	12				1		
12,5				9,5			
	6						
13,5							
	2						
14,5							

En portant les dimensions en millimètres sur l'axe des abcisses et le nombre d'individus sur l'axe des ordonnées, nous obtenons les courbes représentées sur les figures 1 et 2 (p. 514).

En examinant les courbes de variation des Limnées littorales, on voit que leur allure est très semblable, ce qui suggère l'idée qu'en évaluant les rapports

$$\frac{\text{hauteur de la coquille}}{\text{largeur de la coquille}} = \alpha\,, \quad \frac{\text{hauteur de la bouche}}{\text{largeur de la bouche}} = \beta\,,$$

ainsi que le quotient $\frac{\alpha}{\beta} = \gamma$, on arriverait peut-être à trouver

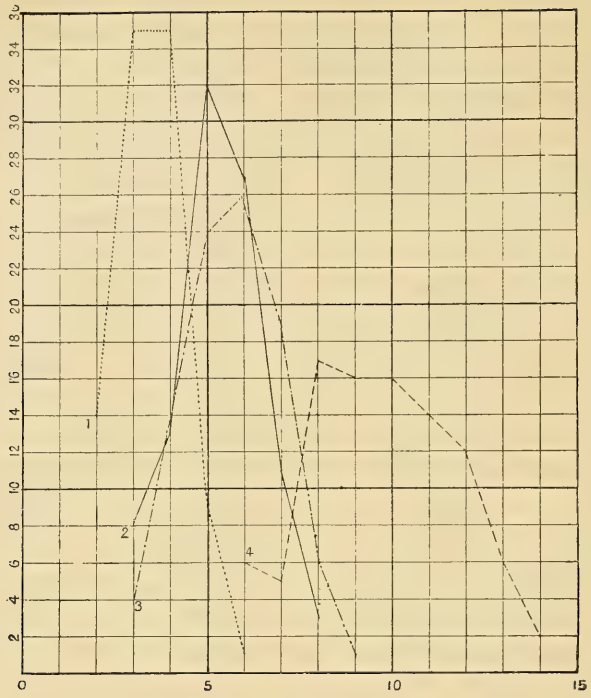


Fig. 1. — Courbes de variation de *L. ovata* Drap.

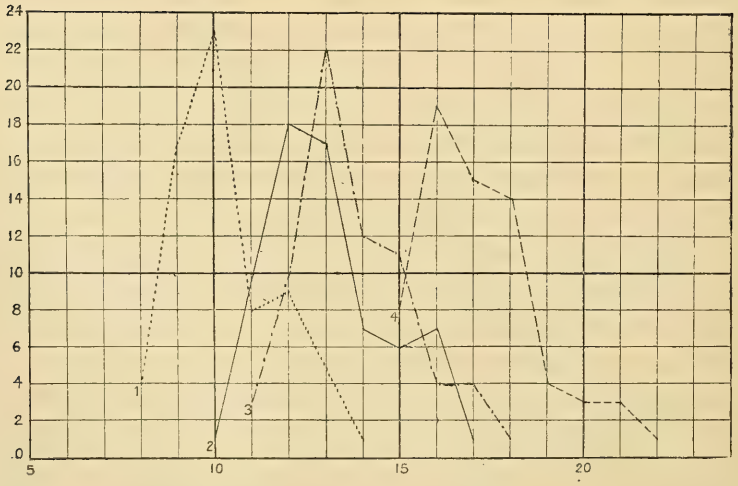


Fig. 2. — Courbes de variation de *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless.

1. Largeur de la bouche. — 2. Largeur de la coquille. — 3. Hauteur de la bouche. 4. Hauteur de la coquille.

des valeurs suffisamment constantes pour être utilisées dans la détermination des variétés. Mais, déjà chez les Limnées profondes, le parallélisme des courbes a disparu; la hauteur de la coquille subit une variation beaucoup plus accentuée que les dimensions de la bouche.

Je dois relever le fait intéressant que les limites de la variation de ces Limnées vivant dans des milieux différents ne coïncident pas. Pour réunir les courbes de variation des Limnées littorales et profondes, nous sommes obligé d'intercaler entre elles les points fournis par les dimensions des formes intermédiaires d'Yvoire. Nous obtenons par cette réunion, des courbes à deux sommets caractéristiques pour les organismes vivant en milieux dissemblables.

L'asymétrie des courbes de variation, soit des Limnées littorales, soit des Lymnées profondes est frappante. La partie ascendante se rapproche beaucoup plus de la verticale que la partie descendante.

Limnaea palustris Müll. Chez cette espèce la variation de taille et de forme est bien connue (Pl. 15, fig. 161-170). Dans certains marais trop restreints pour présenter des conditions différentes de milieu, j'ai rencontré plusieurs variétés. Il semble donc que cette variation de *L. palustris* Müll. n'est pas due, du moins en partie, à des facteurs externes mais à des facteurs internes. Il serait intéressant d'étudier cette question par voie expérimentale.

Sous l'influence du milieu abyssal, la *L. palustris* Müll. présente une variation analogue à celle de *L. ovata* Drap. ; la taille diminue sensiblement (Pl. 15, fig. 171) et la coquille devient mince et très pâle.

Hérédité.

J'ai entrepris un certain nombre de recherches, ayant pour but de déterminer dans quelle mesure les caractères acquis sous l'influence du milieu abyssal sont héréditaires. Mes expériences ont porté sur quelques générations successives de *L.*

ovata Drap. var. *profunda* Cless. et *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot. et m'ont fourni des résultats d'un certain intérêt.

Limnaea ovata Drap. var. *profunda* Cless. L'élevage des formes de *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless. a déjà été tenté par Brot (18) qui, malheureusement, n'en a pas publié les résultats.

Par contre, Forel (39) déclare assez clairement que les caractères de la coquille des Limnées profondes se modifient après quelques générations. Mais il ajoute qu'une Limnée jeune, venant des fonds du lac et élevée en aquarium, garde ses caractères : « elle est bien loin d'avoir repris la taille et la forme d'une *L. auricularia* L. du littoral. C'est une *L. foreli* Cless. un peu mieux nourrie que ses sœurs. »

J'ai fait, de mon côté, un certain nombre d'essais d'élevage en aquarium et à la température du laboratoire (18°-20°) sur des individus provenant directement du fond. Ces essais ont généralement été infructueux, mes sujets périssant au bout de peu de temps à de rares exceptions près. Les fig. 136 et 137 de la Pl. 15 montrent deux Limnées profondes ayant vécu l'une 2 mois, l'autre 5 mois en aquarium. J'attribue la mort précoce de ces animaux à l'action d'une température trop élevée. De nouvelles tentatives, faites récemment en milieu tempéré, m'ont donné de meilleurs résultats.

En général, l'élevage des Limnées profondes sorties du milieu abyssal, lorsque, bien que jeunes, elles ont atteint une certaine taille, ne donne guère de résultats intéressants. Comme Forel l'a remarqué, leurs caractères morphologiques ne changent pas d'une façon appréciable.

Il en est autrement quand on opère sur des individus à l'état embryonnaire, encore enfermés dans la coque de l'œuf, et lorsqu'on peut élever plusieurs générations successives.

Dans le produit du dragage opéré le 19 août 1911 à une profondeur de 100^{m} devant Ouchy, j'ai trouvé 6 exemplaires de *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (toutes déterminées comme *L. yungi* Piag. par M. Piaget lui-même (Pl. 15, fig. 138-143). Je

les ai placées le jour même dans un aquarium avec quelques branches d'*Elodea*. Pour éviter toute introduction d'œufs de Limnées étrangères, ces plantes ont été prises aux bacs du jardin botanique dans lesquels je n'ai jamais constaté la présence de ces Mollusques. Inutile de dire que, pour plus de précaution, les branches utilisées avaient subi un examen attentif et un lavage soigné.

Le lendemain matin, 20 août, j'ai trouvé une ponte déposée librement sur le fond de l'aquarium.

Un mois plus tard les petites Limnées sont sorties de l'œuf. Je les ai transportées dans un aquarium rectangulaire d'une capacité de 4 ½ litres dont le fond était recouvert d'une couche d'environ $0^{m},02$ de limon, provenant du lac et soigneusement tamisé. Comme nourriture, quelques branches d'*Elodea*. L'aquarium couvert fut placé sur le bord de la fenêtre du laboratoire à une température de 18°-20°. Dans ces conditions, mes jeunes animaux se sont très bien portés, et, au bout de quelques semaines déjà, j'ai pu noter des dissemblances entre leur coquille et celle de leurs parents, ainsi qu'une tendance marquée à prendre la forme de *L. ovata* Drap. Les figures 144-148 représentent cinq de ces exemplaires, âgés respectivement de 6 (144), 10 (145-146), 12 (147) et 15 (148) mois. Ces coquilles appartiennent à n'en pas douter à *L. ovata* Drap.

De cette première génération de Limnées en est issue une seconde qui a été élevée dans les mêmes conditions. La fig. 149 de la pl. 15 représente la coquille d'un de ces exemplaires, déterminée par M. Piaget comme *L. ovata* Drap. Les caractères de la coquille, forme, épaisseur, coloration, sont sans aucune contestation possible, les mêmes que ceux de *L. ovata* Drap. du littoral. Il a donc suffi d'une génération pour que le retour à la forme souche se soit opéré.

Au moment où j'écris ces lignes, la troisième génération vient d'éclore.

J'ai renouvelé ces expériences à plusieurs reprises avec des résultats semblables tant que j'ai conservé les conditions de milieu indiquées plus haut. Mais un changement de ces condi-

tions entraîne un changement des résultats. En voici un exemple.

Une ponte, provenant d'un exemplaire sorti de mes premiers élevages, appartenant à *L. ovata* Drap. (Pl. 15, fig. 153, 10 mois) et fille d'une *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless. sous-var. *yungi* Piaget, a été placée dans un bocal cylindrique (haut. 15 cm. : diam. 8 cm.), à moitié plein de limon, avec quelques branches d'*Elodea*. Le bocal, bien fermé et placé dans une chambre dont la température ne dépassait pas 10°-12°, ne recevait qu'une lumière faible. Dans ces conditions l'*Elodea* s'est putréfiée en partie et mes Limnées, vivant dans ce milieu défavorable, sont restées petites et chétives. Elles ont été déterminées comme *L. foreli* Cless. par M. Piaget (Pl. 15, fig. 154-155).

J'ai répété l'expérience toujours avec le même résultat (Pl. 15, fig. 156-160).

En résumé, si l'élevage a lieu dans des conditions satisfaisantes de nutrition, de température, d'aération et d'éclairage, nous assistons à un retour complet des formes profondes au type littoral. Si, au contraire, ces mêmes conditions sont mauvaises, ce retour s'arrête à un stade intermédiaire, la *L. foreli* Cless.

Dans le premier cas j'ai obtenu :

1re gén. (venant du lac), *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless. sous.-var. *yungi* Piaget.

2me gén. (élevée en aquarium), *L. ovata* Drap.

3me gén. » » » *L. ovata* Drap.

tandis qu'en élevant la 2me génération en milieu favorable et la 3me en milieu défavorable, le résultat a été :

1re gén. *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless. sous-var. *yungi*.

2me gén. *L. ovata* Drap.

3me gén. *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless sous-var. *foreli* Cless.

Les caractères de l'appareil génital, chez tous les exemplaires de ces diverses générations, se sont montrés constants et identiques à ceux de *L. ovata* Drap.

Si la forme et la taille des Limnées profondes sont sujettes à varier d'une génération à l'autre sous l'influence du milieu, il n'en est pas de même pour leur coloration. Je ne puis certifier que, chez ces animaux, l'albinisme soit héréditaire, n'ayant jamais pu obtenir des pontes d'individus albinos. Mais d'après les observations faites dans la série animale, cela me paraît probable. Par contre, l'observation suivante prouve l'hérédité du mélanisme.

Un exemplaire de *L. ovata profunda-melanotica* récolté à une profondeur de 100^{m} a pondu, le jour suivant, quelques heures avant sa mort, 9 œufs dont 3 seulement se sont développés. Des 3 individus obtenus (Pl. 15, fig. 150-152) 2 étaient mélanotiques, le troisième présentait la coloration normale de *L. ovata* Drap. var. *profunda-typica*. Ce fait montre en outre une disjonction des caractères de la pigmentation.

Je dois dire qu'il m'a été impossible jusqu'ici d'obtenir des pontes provenant du croisement des différentes variétés.

Limnaea palustris Müll. var. *abyssicola* Brot. Les *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot., élevées à partir de l'œuf dans des conditions de milieu semblables à celles que j'ai indiquées pour *L. ovata* Drap. var. *profunda* Cless., présentent, plus encore que cette dernière espèce, un retour rapide à la forme typique. A la première génération, la coquille même recouverte par la coque de l'œuf, montrait déjà une coloration brunâtre. Avec l'âge, tous les caractères des jeunes individus se sont de plus en plus rapprochés de ceux de la *L. palustris* Müll. J'ai reproduit, pl. 15, des coquilles d'exemplaires de 3 mois (fig. 172), de 6 mois (fig. 173-174) et de 15 mois (fig. 175-176). La seconde génération revêt également, d'une façon plus accentuée encore, les caractères de *L. palustris* Müll., avec une coquille plus solide que dans la 1re génération (fig. 177-178). Si, tout en devenant supérieure à celle des représentants abyssaux de l'espèce, la taille des individus reste relativement petite, cela tient certainement à l'exiguïté de l'aquarium dans lequel ils sont élevés. L'influence des milieux restreints sur la taille

des Mollusques est assez connue pour que je n'aie pas besoin d'insister.

Dans le chapitre consacré à l'étude de la radula, j'ai montré que cet organe, chez *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot., se distinguait de celui de *L. palustris* Müll. par sa dent centrale courte et large et ses dents latérales toutes tricuspidées. Or, dans les générations élevées en aquarium, ces différences ne se maintiennent pas. La radula reprend l'aspect typique qu'elle présente chez *L. palustris* Müll. Les caractères acquis par cet organe sous l'influence du milieu abyssal ne sont pas plus héréditaires que ceux de la coquille.

J'ajouterai maintenant quelques observations relatives à la disparition et à la réapparition de certains instincts intimement liés à la nature du milieu.

Les Limnées littorales, on le sait, protègent leurs pontes contre l'action des vagues et des courants en les collant aux plantes aquatiques et aux corps solides sur lesquels elles vivent. Chez les Limnées profondes, cette fixation devient impossible, étant donné la nature limoneuse du substratum ; les pontes sont déposées librement.

Quatre fois, j'ai pu remarquer que les Limnées, ramenées du fond du lac et transportées dans un aquarium à fond et parois nus, continuaient à déposer leurs pontes sans les coller au verre. On peut se demander si l'instinct que présentent les Limnées littorales de protéger leurs œufs en les fixant a totalement disparu chez les Limnées profondes, ou s'il réapparaît lorsqu'on place ces animaux dans des conditions semblables à celles du littoral.

Les deux générations de *L. ovata* Drap. var. *profunda* et *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot. élevées en aquarium m'ont donné environ 45 pontes, dont j'ai trouvé un certain nombre collées contre le verre et les branches d'*Elodea* et les autres déposées librement à la surface du limon. On pourrait donc, d'après ces observations, croire que l'instinct qui pousse la Limnée à assurer de son mieux la survivance de sa progéniture tend à réapparaître.

Mais en élevant dans des aquariums garnis de la même façon des *L. truncatula* Müll. ramassées dans un petit bassin artificiel des environs de Lausanne et qui n'avaient certes jamais connu de profondeurs lacustres, j'ai pu me rendre compte qu'elles se comportaient comme mes Limnées profondes. Elles collèrent leurs œufs ou les laissèrent libres, selon probablement que le moment de la ponte les surprît grimpant sur les plantes aquatiques ou rampant à la surface du limon.

Il semble donc que, si les Limnées collent leurs œufs, il ne s'agit nullement d'un instinct ; elles n'ont aucune tendance à choisir le substratum voulu pour que l'adhérence puisse se produire.

Origine des Limnées profondes.

L'étude de la morphologie des Limnées du Léman m'a permis d'affirmer que les formes profondes ne sont que les représentants abyssaux des formes littorales et cette affirmation est justifiée par leur variation et leur hérédité. Il me reste, dans ce dernier chapitre, à élucider les questions relatives à l'époque où la migration des Limnées littorales vers les fonds a pu s'opérer.

Forel (44) a dit : « Si le Léman existait avant l'époque glaciaire, ce que je conteste, s'il possédait une population dans ses eaux profondes, cette population a été anéantie dès l'envahissement des glaciers, et la société actuelle n'est pas la descendante directe de la société abyssale anté-glaciaire. » Nous pouvons donc être à peu près certains que le peuplement des fonds s'est opéré à l'époque post-glaciaire ; mais ne s'est-il fait qu'au début de cette époque ou se continue-t-il actuellement ?

Cette dernière opinion a été tout particulièrement soutenue par F.-A. Forel. Pour lui, les animaux littoraux transportés dans le milieu abyssal y trouvent des conditions de vie peu favorables. Ils végètent pendant quelques générations, de moins en moins nombreuses, qui finissent par s'éteindre. Mais, de tous temps, arrivent dans les fonds de nouveaux émigrés de la région

littorale, remplaçant les disparus pour disparaître à leur tour. « Toujours et à toute époque il y a eu descente dans la profondeur de nombreux individus littoraux qui s'y sont établis et qui y ont fait souche. Mais la descendance de ces familles abyssales n'est pas longtemps prolongée ; le milieu ne leur est pas assez favorable pour qu'elles y prospèrent et les races n'ont pas de longue postérité. Chaque variété abyssale s'établit facilement, mais elle a peu de générations dans sa descendance. Le renouvellement est fréquent, mais il n'est pas durable » (44).

A cette conception s'oppose celle de Zschokke (98-100), pour lequel un certain nombre d'animaux de la faune profonde des lacs ne sont pas des « Kümmerformen » dans le sens de Forel, mais des restes de la faune de l'époque glaciaire. A la fin de cette époque, ces « Glazialrelikten », fuyant la température trop élevée du littoral, se sont réfugiés dans les abysses lacustres que leurs descendants peuplent à l'heure actuelle. « Späteren und ausgedehnteren Nachforschungen bleibt es vorbehalten zu entscheiden, welcher der beiden Theorien über den Ursprung der Tiefenmollusken und die Bedeutung der « Kümmerformen » der Vorzug zu geben sei. Fast möchte mir scheinen, dass beide nebeneinander bestehen bleiben können und jede für die Deutung gewisser Spezialfälle zu versenden ist. Es wäre wohl denkbar, dass gewisse Tiefenpisidien (z. B. *P. foreli*) Eiszeittiere sind, andere dagegen ihre Entstehung sekundär littoralen, besser entwickelten Vorfahren verdanken. Es vird auch zu entscheiden sein, welche Hypothese besser auf die Limnaeen der Tiefsee angewendet werden kann. Auch sie erscheinen profund in « Kümmerformen », welche im habitus mit hochalpinen Vertretern der Gruppe manche Analogie zeigen » (99).

Il faut bien remarquer que ce savant ne songe pas à appliquer sa théorie à tous les animaux des fonds, mais que cependant il envisage la possibilité de l'origine glaciaire des Limnées profondes.

Piaget (65), au contraire, nous l'avons déjà vu, est franchement partisan d'une origine ancienne, quoiqu'il ne précise ni l'époque ni les causes de la migration des Limnées vers les

abysses. A l'appui de sa thèse il présente deux arguments, dont le premier est tiré de la constance des caractères conchyliologiques des 4 espèces qu'il a distinguées et qui d'après lui ne se confondent jamais ; ce qui lui permet de dire : « L'évolution des espèces profondes a été relativement faible. En d'autres termes chaque espèce profonde est plus proche de sa forme ancestrale que la forme littorale correspondante. » Le second argument de Piaget repose sur une particularité intéressante de la distribution géographique des Limnées littorales et profondes : « la *L. limosa* L. var. *sublittoralis* Piaget qui par sa variation de la coquille est une forme purement littorale, a été draguée par M. Yung jusqu'à 30 et 50^{m} de fond ; tandis que *L. foreli* Cless., espèce abyssale, s'élève jusque entre 30 et même 15^{m} devant Morges d'où me l'a envoyée M. le Professeur Forel. »

Je n'insiste pas sur le premier argument de Piaget. Je pense avoir suffisamment démontré au cours de mon travail que la variation de la coquille sous l'influence des conditions actuelles du milieu rend très sujettes à caution les preuves tirées des caractères conchyliologiques. Ces caractères ne me paraissent d'aucune valeur dans la question d'origine, ancienne ou moderne, des formes profondes.

Son second argument m'arrêtera davantage. Il est basé sur le fait qu'à une certaine profondeur, dans le même milieu, on peut trouver côte à côte des formes littorales et des formes profondes, et semble donc montrer que l'influence des conditions du milieu ne suffit pas à expliquer les différences existant entre ces formes. Si l'on admet *a priori* la constance des caractères présentés par la coquille, la valeur de cet argument est indiscutable ; les Limnées profondes peuvent être des « Glazialrelikten. » Mais j'ai pu démontrer que d'une génération à l'autre il est possible de transformer les Limnées profondes en Limnées littorales et les *L. ovata* Drap. en *L. foreli* Cless. par un changement déterminé des conditions d'élevage ; mais ce changement restait sans effet lorsqu'il s'exerçait sur une seule génération d'individus et à partir d'un certain âge. A la lumière

de ces données expérimentales, la présence simultanée dans le même milieu de formes littorales et profondes ne comporte qu'une explication : une seule de ces formes est née dans ce milieu, l'autre y est arrivée déjà développée, par voie de migration. Cette migration peut être passive ou active. Lorsqu'on rencontre des Limnées franchement littorales dans des profondeurs considérables, comme cela m'est arrivé devant Ouchy, il s'agit sans aucun doute d'une migration passive. Mais, dans les faibles profondeurs, la migration peut fort bien être active et s'opérer aussi bien du fond vers le littoral qu'en sens inverse.

Du reste, il n'est pas nécessaire d'invoquer cette hypothèse dans la discussion du second argument de Piaget. Cet auteur se base sur le fait que Forel a trouvé près de Morges deux exemplaires de *L. foreli* Cless. à 15^{m} de profondeur. Or, devant cette localité il existe une zone assez large dépourvue de toute végétation, et les œufs des Limnées littorales qui peuvent y être entraînés donneront naissance à des individus mal partagés au point de vue de la nourriture. Dans ces conditions, il se passera ce qui s'est passé dans mes élevages où de jeunes exemplaires de *L. ovata* Drap., placés dans un milieu défavorable dès le début de leur existence, sont restés petits et chétifs et ont présenté les caractères de *L. foreli* Cless.

Pas plus que le premier, le second argument de Piaget basé sur la distribution géographique ne suffit à démontrer l'origine glaciaire des Limnées profondes. Cette distribution géographique nous fournit au contraire deux faits qui montrent bien la valeur de l'hypothèse de Forel.

1° Les Limnées profondes ne se rencontrent que dans les régions où il existe des Limnées littorales.

2° Le nombre de ces Limnées diminue avec la profondeur.

Si les formes profondes des Limnées lacustres sont des « Glarialrelikten », ces deux faits restent inexplicables. On ne peut guère comprendre que pendant les milliers d'années qui nous séparent de l'époque glaciaire, ces animaux ne se soient pas répartis d'une façon uniforme dans le milieu abyssal

lacustre où les conditions de vie sont presque partout les mêmes.

La quasi disparition de *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot est également très significative. J'ai signalé plus haut la réduction progressive du nombre des mares à proximité du Léman et les difficultés de plus en plus considérables que rencontre le transport de *L. palustris* Müll. dans le lac. La corrélation de ces deux faits me semble extrêmement étroite. Si, comme l'indique Forel, *L. palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot était très abondante devant Morges entre 1870 et 1875, c'est qu'à cette époque et bien des riverains s'en souviennent encore, la communication entre les mares et le lac se faisait largement pendant une bonne partie de l'année.

Tout en me déclarant partisan convaincu de la théorie de Forel et en admettant que sans aucun doute les formes profondes proviennent des Limnées littorales actuelles et qu'actuel aussi est leur établissement dans les abysses lacustres, je dois avouer qu'il est difficile de déterminer pourquoi, des quatre espèces littorales ou voisines du littoral, deux seulement, *L. ovata* Drap. et *L. palustris* Müll. sont représentées dans les fonds. On peut invoquer, comme je l'ai fait dans ma note préliminaire (71), certains arguments tirés de l'habitat et de la morphologie de ces espèces. *L. ovata* Drap. habite plus particulièrement l'embouchure des rivières, ce qui l'expose à être facilement entraînée dans les fonds ; la sole pédieuse de *L. palustris* Müll. offre une faible surface adhésive, l'animal résiste difficilement à l'action des vagues et des courants. Mais, si on peut à la rigueur expliquer ainsi la présence dans les fonds des représentants de ces deux espèces, on n'explique pas du même coup l'absence de formes abyssales de *L. stagnalis* L. et *auricularia* L.

M. le Prof. Simroth (81) a attiré mon attention sur les renseignements que pouvait donner à ce sujet la distribution géographique étendue de *L. palustris* Müll. « *L. palustris* ist diejenige Species, welche die grösste Ausdehnung in der geographischen Breite hat, denn einmal lebt sie in Afrika, andererseits be-

wohnt sie die Länder rings um den Nordpol. Die Gewöhnung an derartige Gegensätze, die nur in langer Zeit gewonnen werden konnte, mochte sie am besten zur Ueberwinderung der Seetiefe mit ihrem kühlem Wasser befähigen. »

Sans trop me préoccuper de rechercher si cette vaste distribution est la cause, ou, ce qui me paraît plus logique, l'effet de la résistance toute particulière de *L. palustris* Müll. aux variations des conditions du milieu, je trouve qu'effectivement il y a là un intéressant parallélisme à établir. Il en est de même pour ce qui concerne *L. ovata* Drap. L'existence de cette espèce a été constatée par Issel (54) dans les eaux thermales d'Italie ; Zschokke et ses élèves l'ont trouvée dans les eaux froides des sources, des ruisseaux et des lacs des hautes Alpes (12, 84, 97, 98).

Il semble donc que c'est par suite de leur manque de résistance aux basses températures que *L. stagnalis* L. et *L. auricutaria* L. n'ont pu s'adapter au milieu abyssal.

Il serait intéressant d'étendre cette étude des Limnées littorales et profondes, de leur variation et de leur origine, à l'ensemble des lacs subalpins. A l'heure actuelle, on connaît la présence des Limnées profondes dans les lacs d'Annecy, de Neuchâtel, de Lugano, de Côme, de Wallenstadt, de Zug, de Constance, tandis qu'elles semblent absentes dans le lac de Zurich.

Dans le lac des Quatre-Cantons, Asper (cité par Zschokke 98) avait constaté la présence de Limnées dans les profondeurs de 50 à 80 mètres. Surbeck (85) ne les a pas retrouvées et pendant longtemps Zschokke n'a pas été plus heureux. Récemment, il a rencontré à une profondeur de 50^m un exemplaire de *L. mucronata* Held. (variété de *L. ovata* Drap., d'après Geyer), et en 1911, par 30 à 40^m de fond, les quatre exemplaires de L. *foreli* Cless., dont j'ai parlé à plusieurs reprises. Il semble donc que, dans ce lac, les Limnées profondes ont, depuis les recherches d'Asper (4), disparu pendant un certain temps et qu'elles tendent à réapparaître. La curieuse analogie qui existerait à ce point de vue entre les Limnées profondes du lac des Quatre-

Cantons et la *L. palustris* Müll. var *abyssicola* Brot du Léman est très intéressante et conduit à l'hypothèse qu'il pourrait s'être produit une modification de la faune littorale du premier de ces lacs, marquée par une disparition de *L. ovata* Drap. pendant une certaine période. Je n'insiste pas, faute de bases suffisantes ; mais je ne puis m'empêcher de signaler que Bourguignat, en 1862, n'a pas trouvé de *L. ovata* Drap. sur le littoral du lac des Quatre-Cantons, tandis qu'en 1899 Surbeck (85) y signale l'existence de *L. ovata* Drap. var. *lacustrina*.

Pour être à même de discuter l'origine des Limnées profondes des lacs, j'ai dû successivement étudier la morphologie et la biologie des formes littorales et profondes. Or, si j'ai pu arriver à quelques résultats certains bien que modestes, c'est parce que dès le début de mes recherches, j'ai appris à me méfier de la valeur absolue présentée par les caractères de la coquille des Mollusques. L'étude expérimentale de la variation de ces caractères sous l'influence de causes actuelles est un domaine à explorer, et cette exploration, j'en suis certain, amènera des modifications sensibles dans les classifications zoologique et paléontologique aujourd'hui en usage pour certains genres de Mollusques.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. André, E. *Contribution à l'anatomie et la physiologie des Ancylus lacustris et fluviatilis.* Rev. suisse Zool., t. 1, 1893.
2. Id. — *Le pigment mélanique des Limnées.* Rev. suisse Zool, t. 3, 1895.
3. Id. — *Note sur une Limnée de la faune profonde du lac Léman.* Journ. of Malacol., t. 8, 1901.
4. Asper. *Beiträge zur Kenntnis der Tiefseefauna der Schweizerseen.* Zool. Anz., Bd. 3, 1880.
5. Bäcker, R. *Zur Kenntnis der Gastropodenaugen.* Zool. Anz., B. 25, 1902.
6. Id. — *Die Augen einiger Gastropoden.* Arbeit zool. Inst. Univ. Wien, t. 14, 1903.
7. Baker, F. C. *Notes on the genitalia of Lymnaea.* Amer. Natur., vol. 39, 1905.
8. Id. — *The Lymnaeidae of North and Middle America recent and fossil.* Chicago Acad. Sc. Spec. public. 3, 1911.
9. Baudelot. *Recherches sur l'appareil génital des Mollusques gastéropodes.* Ann. Sc. nat. Zool., t. 19, 1863.
10. Biedermann und Moritz. *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Ueber die Funktion der sogenannten Leber der Mollusken.* Arch. ges. Physiol., Bd. 75, 1899.
11. Bollinger. *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung.* Thèse, Bâle, 1909.
12. Bornhauser. *Die Tierwelt der Quellen in der Umgebung Basels.* Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Biol. suppl. (4), 1912.
13. Brandt. *Von den armenischen Alpenseen.* Zool. Anz., Bd. 2 u. 3, 1879, 1880.
14. Brockmeier, H. *Beiträge zur Biologie unserer Süsswassermollusken.* Forsch. Bericht. biol. Stat. Plön., t. 4, 1896.
15. Id. — *Die Lebensweise der Limnaea truncatula.* Forsch. Bericht. biol. Stat. Plön., I, 6 (2), 1898.
16. Id. — *Süsswasserschnecken als Planktonfischer.* Ibid., 1898.
17. Id. — *Die Züchtung der Limnaea truncatula aus Laich einer Limnaea palustris.* Verh. 5. Intern. Zool. Congr. Berlin, 1902.

18. Brot, A. *Mollusques.* In. : F. A. Forel : *Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman*, 1re série. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., vol. 13, 1874.

19. *Carte des sondages du lac Léman.* Bur. topogr. fédéral, 1891.

20. Clessin, S. *Die Mollusken der Tiefenfauna unserer Alpenseen.* Malakzool. Bl., Bd. 24, 1878.

21. Id. — *Deutsche Exkursions-Molluskenfauna.* 2. Aufl., Nürnberg, 1884.

22. Id. — *Exkursions-Molluskenfauna Ungarns und der Schweiz.* Nürnberg, 1887.

23. Dybowski, B. *O faunie mieczakow bajkalskich (Ueber die Fauna der Baikal-Mollusken).* Kosmos, Bd. 36, Lemberg, 1911.

24. Dybowski, W. *Die Gastropodenfauna des Baikal-Sees anatomisch und systematisch bearbeitet.* Mem. Acad. Sc., St-Pétersbourg, 1875.

25. Id. — *Studien über die typischen Formen der Zahnplatten der lithuanischen lungenatmenden Binnenschnecken.* Malak. Blät., N. F., t. 8.

26. Id. — *Studien über die Zahnplatten der Gattung Limnaea Lam.* Bull. Soc. Nat. Moscou, t. 59, n° 4, 1884.

27. Id. — *Studien über die Mundwerkzeuge der Limnaea palustris.* Sitz.-Bericht. Dorpat. naturf. Gesell., 1886.

28. Id. — *Studien über die Mundwerkzeuge der Gulnaria peregra Müll.* Ibid., 1886.

29. Id. — *Ueber die Zahnplatten der Gulnaria-Arten,* Bull. Soc. Nat. Moscou, t. 61, 1886.

30. Id. — *Beobachtung über das Wachstum der Limnaea stagnalis L.* Nachbl. deutsch. malak. Gesell., t. 32., 1900.

31. Eisig. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnaeus.* Zeitschr. wissens. Zool., Bd. 19, 1869.

32. Fehlmann. *Die Tiefenfauna des Luganersees.* Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Biol. Suppl. (4), 1911.

33. Forel, F.-A. *Introduction à l'étude de la faune profonde du lac Léman.* Bull. Soc. vaud. Sc. nat., vol. 10, 1869.

34. Id. — *Faune profonde du lac Léman.* Actes Soc. helv. Sc. nat., 1874.

35. Id. — *Faune profonde du lac Léman.* Actes Soc. helv. Sc. nat., 1875.

36. Forel, F.-A. *Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman.* Bull. Soc. vaud. Sc. nat. : *a)* 1874 (1), vol. 13; *b)* 1875 (2), vol. 14; *c)* 1876 (3), vol. 14; *d)* 1878 (4), vol. 15; *e)* et *f)* 1879 (5 et 6), vol. 16.

37. Id. — *Températures lacustres. Recherches sur la température du lac Léman et d'autres lacs d'eau douce.* Arch. Sc. phys. et nat. Genève, t. 4, 1880.

38. Id. — *Etudes zoologiques dans les lacs de Savoie.* Rev. savoisienne, 1884.

39. Id. — *La faune profonde des lacs suisses.* Mém. Soc. helv. Sc. nat., vol. 29, 1885.

40. Id. — *La pénétration de la lumière dans les lacs d'eau douce.* Festschr. f. Alb. Kölliker. Leipzig, 1887.

41. Id. — *L'éclairage des eaux profondes du lac Léman.* Assoc. franç. Avanc. Sc., 1888.

42. Id. — *Transparence des eaux du Léman, ses variations périodiques et ses variations locales.* Rec. inaug. Univ. Lausanne, 1892.

43. Id. — *Thermique des lacs d'eau douce.* Arch. Sc. phys. et nat. Genève, t. 28, 1892.

44. Id. — *Le Léman.* 3 vol., Lausanne, 1892-1894.

45. Id. — *Zoologie lacustre.* Arch. Sc. phys. nat., t. 32, 1894.

46. Id. — *Recherches sur la transparence des eaux du Léman.* Verhandl. naturf. Gesell. Basel, Bd. 16, 1902.

47. Id. — *Programme d'études de biologie lacustre.* Ann. biol. lacustre, t. 1, 1906.

48. Germain. *Mollusques de la France et des régions voisines.* Vol. 2, Paris, 1913.

49. Geyer, D. *Die Weichtiere Deutschlands.* Naturwiss. Wegweiser. Stuttgart, 1909.

50. Id. — *Unsere Land- und Süsswassermollusken.* 2. Aufl., Stuttgart.

51. Honigmann, H. *Limnaea (Gulnaria) ovata Drap. var. köhleri var. nova.* Nachbl. deutsch. malak. Gesell., Bd. 38, 1906.

52. Id. — *Beiträge zur Kenntnis des Albinismus bei Schnecken.* Ibid., 1906.

53. Imhof. *Wassermolluskenfauna der Schweiz, insbesondere der Seen.* Biol. Centralbl., Bd. 21, 1901.

54. Issel, R. *Sulla termobiosi negli animali aquatici.* Atti Soc. ligust. Sc. nat. Geogr., vol. 17, 1906.

55. Klotz, J. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Lymnaeus.* Ienaische Zeitschr. Naturw., Bd. 23, 1889.

56. Id. — *Generative apparatus of Lymnaeus.* Journ. R. microscop. Soc. London, 1889.

57. Lampert, K. *Das Leben der Binnengewässer.* 2. Aufl., Leipzig, 1910.

58. Lang, A. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Mollusca.* Bd. 3, Lief. 1, 1900.

59. Lehmann, R. *Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Stettins und in Pommern, mit besonderer Berücksichtigung ihres anatomisches Baues.* Cassel, 1873.

60. Locard, A. *Les coquilles des eaux douces et saumâtres de France.* Paris, 1893.

61. Moquin-Tandon. *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, contenant des études générales sur leur anatomie et leur physiologie et la description particulière des genres, des espèces et des variétés.* Paris, 1855.

62. Pauly, A. *Ueber die Wasserathmung der Limnaeiden.* München, 1877.

63. Pelseneer, P. *Prosobranches aériens et Pulmonés branchifères.* Arch. Biol., t. 14, 1895.

64. Piaget, J. *Les Limnées des lacs de Neuchâtel, Bienne, Morat et des environs.* Journ. Conchyl., vol. 59, 1911.

65. Id. — *Les récents dragages malacologiques de M. le Prof. Emile Yung dans le lac Léman.* Journ. Conchyl., vol. 60, 1911.

66. Id. — *Nouveaux dragages malacologiques de M. le Prof. Yung dans la faune profonde du Léman.* Zool. Anz., B. 42, 1913.

67. Pilossian, V. *Etude sur la structure de l'œil chez les Gastéropodes du genre Physa, Physa acuta Drap., Physa hypnorum Drap., Physa fontinalis Drap.* Thèse, Genève, 1912.

68. Du Plessis-Gouret, G. *Essai sur la faune profonde des lacs de la Suisse.* Mém. Soc. helv. Sc. nat., vol. 29, 1885.

69. Prévost, C. *De la génération chez la Limnée : Helix palustris.* Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, t. 4, 1828.

70. Rajat, H. *Influence de la température sur la croissance des Mollusques.* Mém. Soc. linn., Lyon.

71. Roszkowski, W. *Notes sur les Limnées de la faune profonde du lac Léman.* Zool. Anz., Bd. 40, 1912.

72. Roszkowski, W. *A propos des Limnées de la faune profonde du lac Léman.* Zool. Anz., Bd. 42, 1913.

73. Le Roux, M. *Recherches biologiques sur le lac d'Annecy.* Ann. Biol. lac., t. 2, 1907.

74. Semper, K. *Ueber die Wachstumsbedingungen des Lymnaeus stagnalis.* Arbeit zool.-zoot. Inst. Würzburg, vol. 1, 1874.

75. Id. — *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere.* Leipzig, 1880.

76. Siebold, C.-Th. *Ueber das Anpassungsvermögen der mit Lungen atmenden Süsswassermollusken.* Sitz.-Ber. math.-phys. k. bayr. Akad. Wissensch., München, 1875.

77. Simroth, H. *Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere.* Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 26, 1876.

78. Id. — *Ueber localen Rothalbinismus von Paludina vivipara (Vivipara vera) bei Danzig.* Zool. Anz., Bd. 9, 1886.

79. Id. — *Die Entstehung der Landtiere. Ein biologischer Versuch.* Leipzig, 1891.

80. Id. — *Ueber die Ernährung der Tiere und der Weichtiere im besonderen.* Verh. 5. Intern. zool. Cong. Berlin, 1902.

81. Id. — *Referat über « Notes sur les Limnées de la faune profonde du lac Léman », par W. Roszkowski.* Zentralbl. Zool., allg. u. exp. Biol., Bd. 2, 1913.

82. Id. — *Mollusca. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.* Bd. 3.

83. Smith, G. *The Eyes of certain pulmonate Gasteropods.* Bull. Mus. comp. Zool. Harward Coll., vol. 48, 1906.

84. Steinmann, P. *Die Tierwelt der Gebirgsbäche.* Ann. Biol. lacustre, t. 2, 1907.

85. Surbeck, G. *Die Molluskenfauna des Vierwaldstädtersees.* Rev. suisse Zool., vol. 4, 1899.

86. Suter-Naef, H. *Notizen über die Tiefseenmolluskenfauna einiger schweizerischen Seen.* Zool. Anz., Bd. 3, 1880.

87. Thiele, J. *Mollusca.* In. : *Süsswasserfauna Deutschlands,* herausgeg. von Dr. Prof. Brauer, Heft 19, Iena, 1909.

88. Varigny, H. de. *Note sur la période de croissance chez Lymnaea stagnalis.* Bull. Mus. Hist. nat. Paris, t. 1, 1895.

89. Vries, H. de. *Espèces et variétés, leur naissance par mutations.* Trad. L. Blaringhem, Paris, 1909.

90. Willem, V. *Sur une disposition spéciale des yeux chez les Pulmonés basommatophores.* C. R. Acad. Sc. Paris, t. 112, 1891.

91. Id. — *La vision chez les Gastéropodes pulmonés.* Ibid., 1891.

92. Id. — *Contribution à l'étude physiologique des organes des sens chez les Mollusques* (1-3). Arch. Biol., t. 12, 1893.

93. Id. — *Prosobranches aériens et pulmonés aquatiques.* Bull. Acad. Sc. Belgique, t. 25, 1894.

94. Id. — *Observations sur la respiration cutanée des Limnées et son influence sur leur croissance.* Bull. Acad. Sc. Belgique (3), t. 32, 1896.

95. Yung, E. *De l'insensibilité à la lumière et de la cécité de l'Escargot des vignes.* C. R. Acad. Sc. Paris, 1911.

96. Id. — *De l'insensibilité à la lumière et de la cécité de l'Escargot (Helix pomatia).* Arch. Psychol., t. 2, 1911.

97. Zschokke, E. *Die Tierwelt der Hochgebirgseen.* Neue Denkschr. schweiz. Gesellsch. gesamter Naturwiss., Bd. 37, 1900.

98. Id. — *Beziehungen zwischen der Tiefenfauna subalpiner Seen und Tierwelt von Kleingewässern des Hochgebirges.* Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., Bd. 1, 1908.

99. Id. — *Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. (Eine geographisch-faunistische Studie.)* Leipzig, 1911.

100. Id. — *Die tierbiologische Bedeutung der Eiszeit.* Fortschr. Naturw. Forsch., Bd. 4, 1912.

Note. — Le dernier travail de Piaget (Piaget, J. *Les Mollusques sublittoraux du Léman recueillis par M. le Prof. Yung.* Zool. Anz., Bd. 42, 1913) ayant paru après l'achèvement du présent travail, il ne m'a pas été possible d'en tenir compte.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 14.

Fig. 1-5. — *Limnaea stagnalis* L. var. *intermedia* Godet.
Fig. 6-8. — *Limnaea stagnalis* L. var. *lacustris* Stud.
Fig. 9. — *Limnaea stagnalis* L. var. *intermedia* Godet.
Fig. 10. — *Limnaea stagnalis* L. var. *lacustris* Stud.
Fig. 11-12. — *Limnaea stagnalis* L. var. *intermedia* Godet.
Fig. 13-14. — *Limnaea stagnalis* L. var. *lacustris* Stud.
Fig. 15. — *Limnaea stagnalis* L. var. *lacustris* Stud. forma *turgida*.
Fig. 16-20. — *Limnaea auricularia* L.
Fig. 21. — *Limnaea auricularia* L., à coquille semblable à celle de *L. ovata* Drap. Ouchy, prof. 280^{m}.
Fig. 22-26. — *Limnaea ovata* Drap. Ouchy, prof. 25-30^{m}.
Fig. 27-35. — *Limnaea ovata* Drap. Littoral.

PLANCHE 15.

Fig. 36. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. Yvoire, prof. 25^{m}.
Fig. 37-44. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. Yvoire, prof. 30^{m}.
Fig. 45-48. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. Yvoire, prof. 55^{m}.
Fig. 49. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. Yvoire, prof. 60^{m}.
Fig. 50. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. Yvoire, prof. 30^{m}.
Fig. 51-52. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. Prof. 30^{m}.
Fig. 53. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda-melanotica*. Prof. 40^{m}.
Fig. 54. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget ou *L. profunda* Cless. var. *roszkowskii* Piaget). Prof. 40^{m}.
Fig. 55. — *Limnaea ovata* Drap. var *profunda* Cless. (*L. profunda* Cless. var. *roszkowskii* Piaget). Prof. 40^{m}.

Fig. 56. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget). Prof. 40^{m}.

Fig. 57. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *humilis* Piaget). Prof. 40^{m}.

Fig. 58. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget). Prof. 40^{m}.

Fig. 59. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *ventriosa* Piaget ou *intermedia* Piaget). Prof. 40^{m}.

Fig. 60. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget). Prof. 50^{m}.

Fig. 61. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda-melanotica* (*L. profunda* Cless.). Prof. 50^{m}.

Fig. 62. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *humilis* Piaget). Prof. 50^{m}.

Fig. 63. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *ventriosa* Piaget). Prof. 50^{m}.

Fig. 64. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget ou *roszkowskii* Piaget). Prof. 60^{m}.

Fig. 65-68. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 60^{m}.

Fig. 69. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *acella* Piaget). Prof. 60^{m}.

Fig. 70. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget). Prof. 60^{m}.

Fig. 71-75. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 65^{m}.

Fig. 76-78. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget). Prof. 65^{m}.

Fig. 79-80. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *humilis* Piaget). Prof. 65^{m}.

Fig. 81-83. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 70^{m}.

Fig. 84-85. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 80^{m}.

Fig. 86. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. profunda* Cless. var. *roszkowskii* Piaget). Prof. 80^{m}.

Fig. 87-88. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 85^{m}.

Fig. 89. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *acella* Piaget. Prof. 85^{m}.

Fig. 90-92. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *ventriosa* Piaget). Prof. 90^{m}.

Fig. 93-96. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 90^{m}.

Fig. 97. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *acella* Piaget). Prof. 90^{m}.

Fig. 98. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *ventriosa* Piaget). Prof. 90^{m}.

Fig. 99. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 90^{m}.

Fig. 100. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *acella* Piaget). Prof. 100^{m}.

Fig. 101. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget). Prof. 100^{m}.

Fig. 102. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 100^{m}.

Fig. 103. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda-melanotica* (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget). Prof. 100^{m}.

Fig. 104-106. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 100^{m}.

Fig. 107. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *humilis* Piaget). Prof. 100^{m}.

Fig. 108. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. voisine d'*intermedia* Piaget). Prof. 130^{m}.

Fig. 109. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 130^{m}.

Fig. 110. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *acella* Piaget). Prof. 130^{m}.

Fig. 111. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *ventriosa* Piaget). Prof. 130^{m}.

Fig. 112. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 130^{m}.

Fig. 113-114. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *acella* Piaget). Prof. 130^{m}.

Fig. 115. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 135^{m}.

Fig. 116. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 140^{m}.

Fig. 117. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. voisine d'*acella* Piaget). Prof. 140^{m}.

Fig. 118-120. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 140^{m}.

Fig. 121-122. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 150^{m}.

Fig. 123. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *intermedia* Piaget). Prof. 150^{m}.

Fig. 124. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *humilis* Piaget). Prof. 150^{m}.

Fig. 125. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. voisine d'*acella* Piaget). Prof. 180^{m}.

Fig. 126. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 200^{m}.

Fig. 127. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *humilis* Piaget). Prof. 200^{m}.

Fig. 128. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 220^{m}.

Fig. 129. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 260^{m}.

Fig. 130. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda-melanotica* (*L. yungi* Piaget). Prof. 260^{m}.

Fig. 131. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda-albinotica* (*L. yungi* Piaget). Prof. 260^{m}.

Fig. 132. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *acella* Piaget). Prof. 260^{m}.

Fig. 133. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *acella* Piaget). Prof. 280^{m}.

Fig. 134. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget var. *humilis* Piaget). Prof. 280^{m}.

Fig. 135. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 280^{m}.

Fig. 136. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda-albinotica*. Prof. 260^{m}. Après 2 mois d'aquarium.

Fig. 137. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda-albinotica*. Prof. 260^{m}. Après 5 mois d'aquarium.

Fig. 138-143. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. (*L. yungi* Piaget). Prof. 100^{m}.

Fig. 144-148. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless.
1re génération issue d'une des Limnées précédentes et élevée en aquarium.

Fig. 144. — A 6 mois.

Fig. 145-146. — A 10 mois.

Fig. 147. — A 12 mois.

Fig. 148. — A 15 mois.

Fig. 149. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless.
2me génération élevée en aquarium.

Fig. 150-152. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless.
Issues d'un individu mélanotique.

Fig. 150. — Var. *profunda-typica*.

Fig. 151-152. — Var. *profunda-melanotica*.

Fig. 153-154. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless.
2 générations successives élevées dans des conditions différentes.

Fig. 155-160. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless.
Exemplaires élevés en milieu défavorable.

Fig. 161-165. — *Limnaea palustris* Müll. var. *corvus* Gm.

Fig. 166-170. — *Limnaea palustris* Müll.

Fig. 171. — *Limnaea palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot.

Fig. 172-176. — *Limnaea palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot.
1re génération élevée en aquarium.

Fig. 172. — A 3 mois.

Fig. 173-174. — A 6 mois.

Fig. 175-176. — A 15 mois.

Fig. 177-178. — *Limnaea palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot.
2me génération élevée en aquarium.

PLANCHE 16.

Fig. 179-182. — *Limnaea stagnalis* L. Radula.

Fig. 183-186. — *Limnaea auricularia* L. Radula.

Fig. 187-190. — *Limnaea ovata* Drap. Radula.

Fig. 191-192. — *Limnaea palustris* Müll. Radula.
c = dent centrale.

PLANCHE 17.

Fig. 193. — *Limnaea stagnalis* L. Appareil génital.

Fig. 194. — *Limnaea palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot. Appareil génital.

Fig. 195. — *Limnaea palustris* Müll. Appareil génital.

Fig. 196. — *Limnaea ovata* Drap. Appareil génital.

Fig. 197. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. Appareil génital.

Fig. 198. — *Limnaea auricularia* L. Appareil génital.

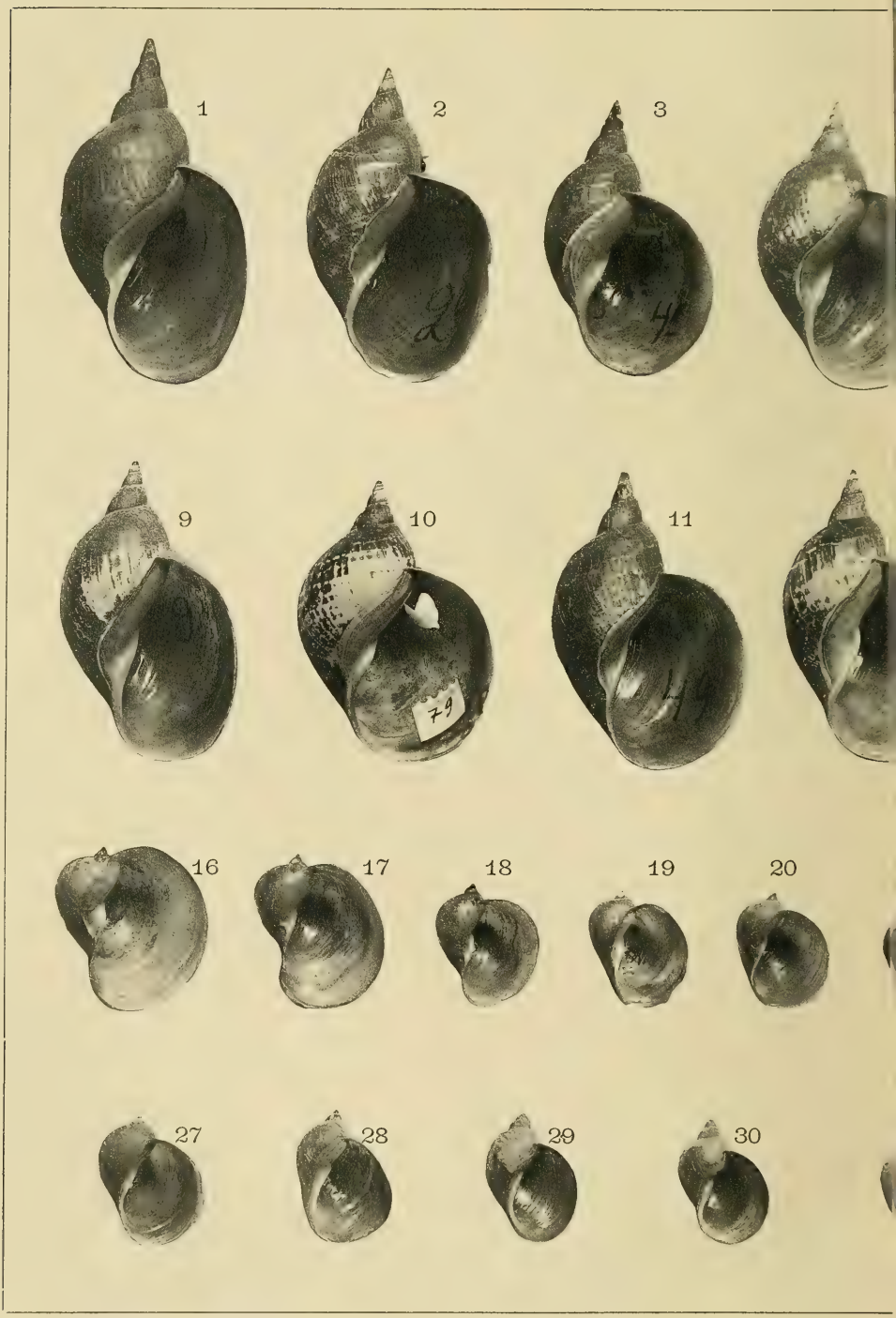
c. d. = canal déférent ; *c. h.* = canal hermaphrodite ; *c. p.* = corps piriforme ; *e* = élargissement aplati du canal déférent ; *gl. a.* = glande de l'albumine ; *gl. h.* = glande hermaphrodite ; *n* = glande nidamentale ; *p. p.* = première poche du pénis ; *s. p.* = seconde poche du pénis ; *pr.* = prostate ; *r. s.* = réceptacle séminal ; *u* = utérus ; *v* = vagin.

Fig. 199-200. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda* Cless. Radula.

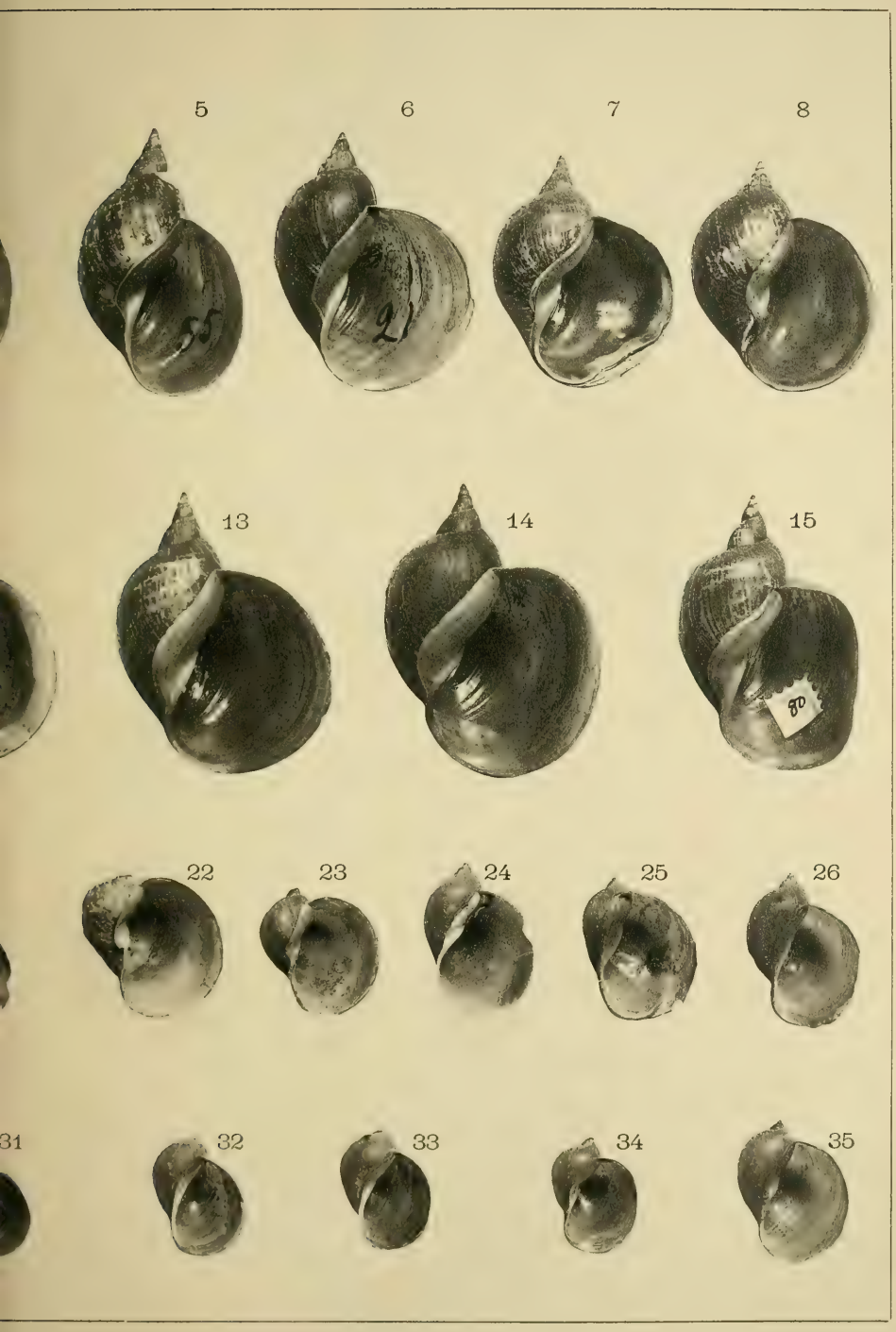
Fig. 201-203. — *Limnaea palustris* Müll. var. *abyssicola* Brot. Radula.

Fig. 204-205. — *Limnaea ovata* Drap. var. *profunda*. Cless. Radula.

c = dent centrale.

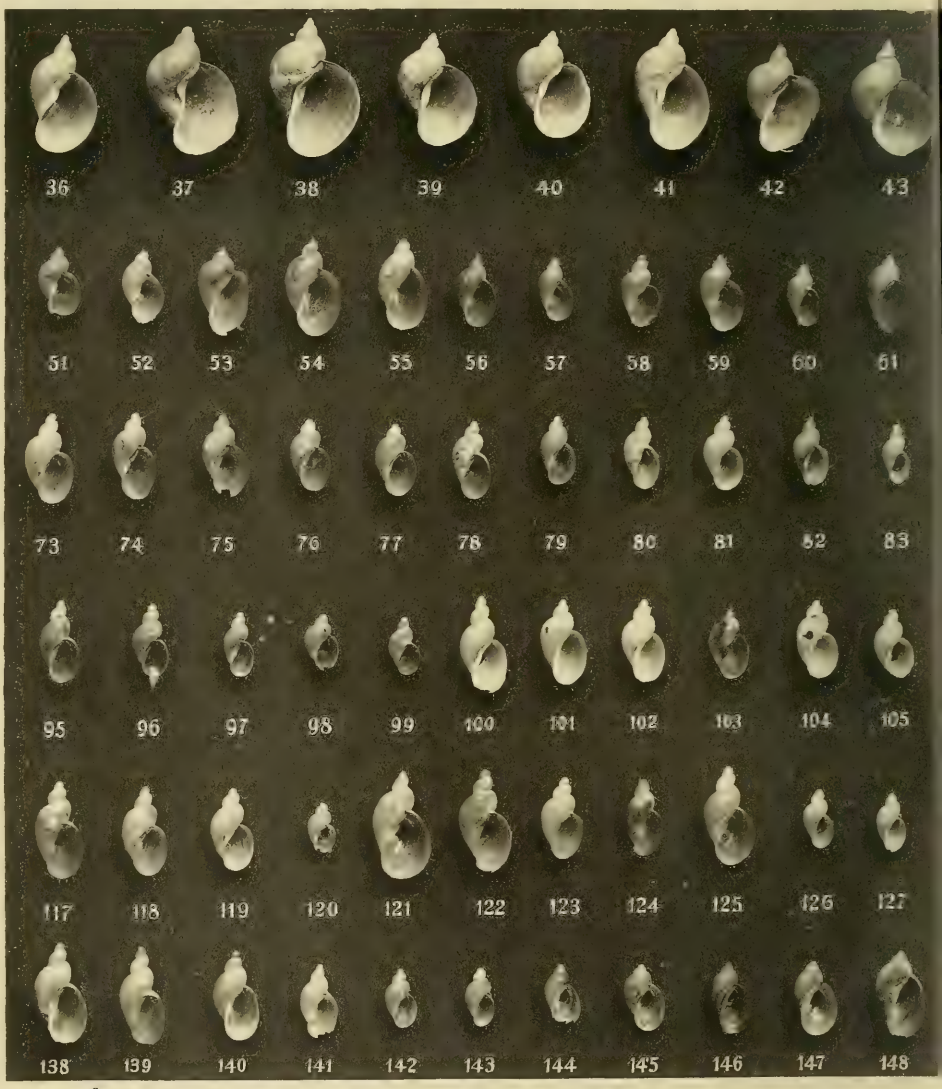


W. Roszkow



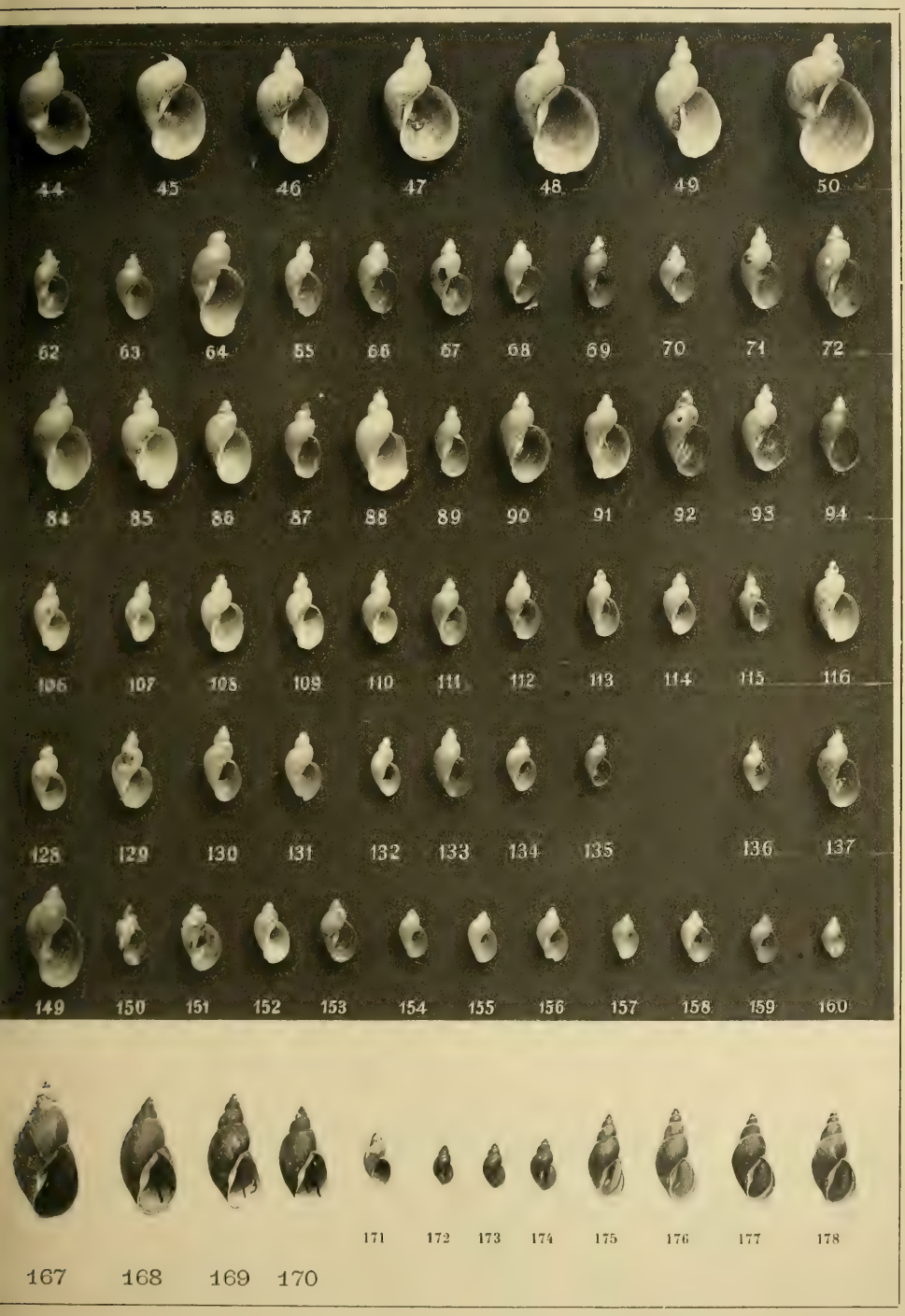
ki — Limnées

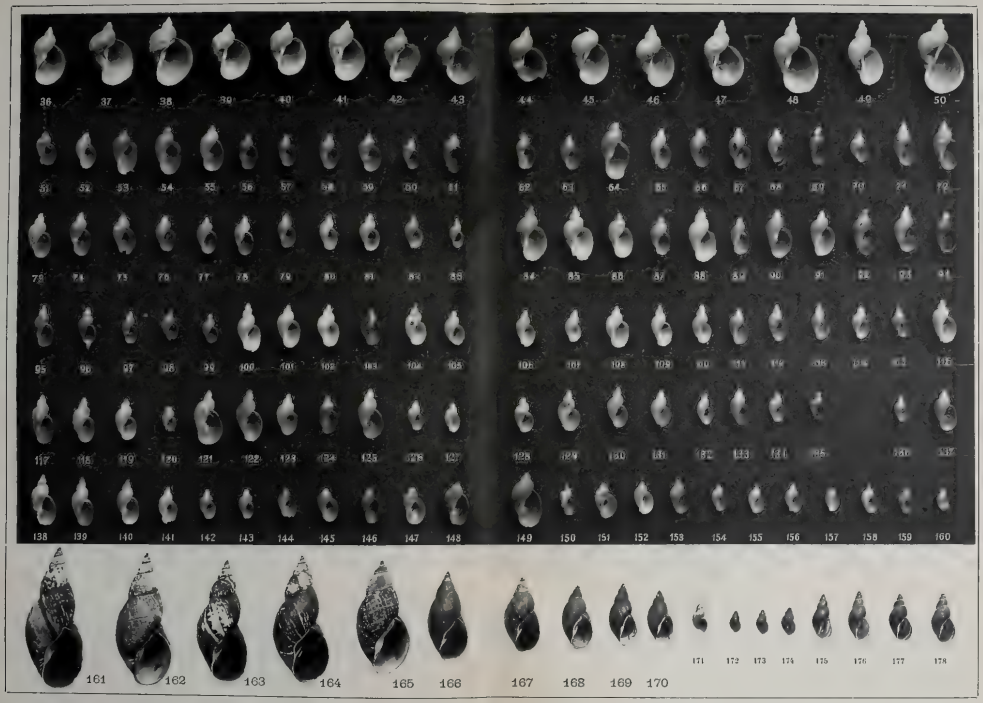
W. Roszkowski — Limnées


36
37
38
39
40
41
42
43
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
117
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148

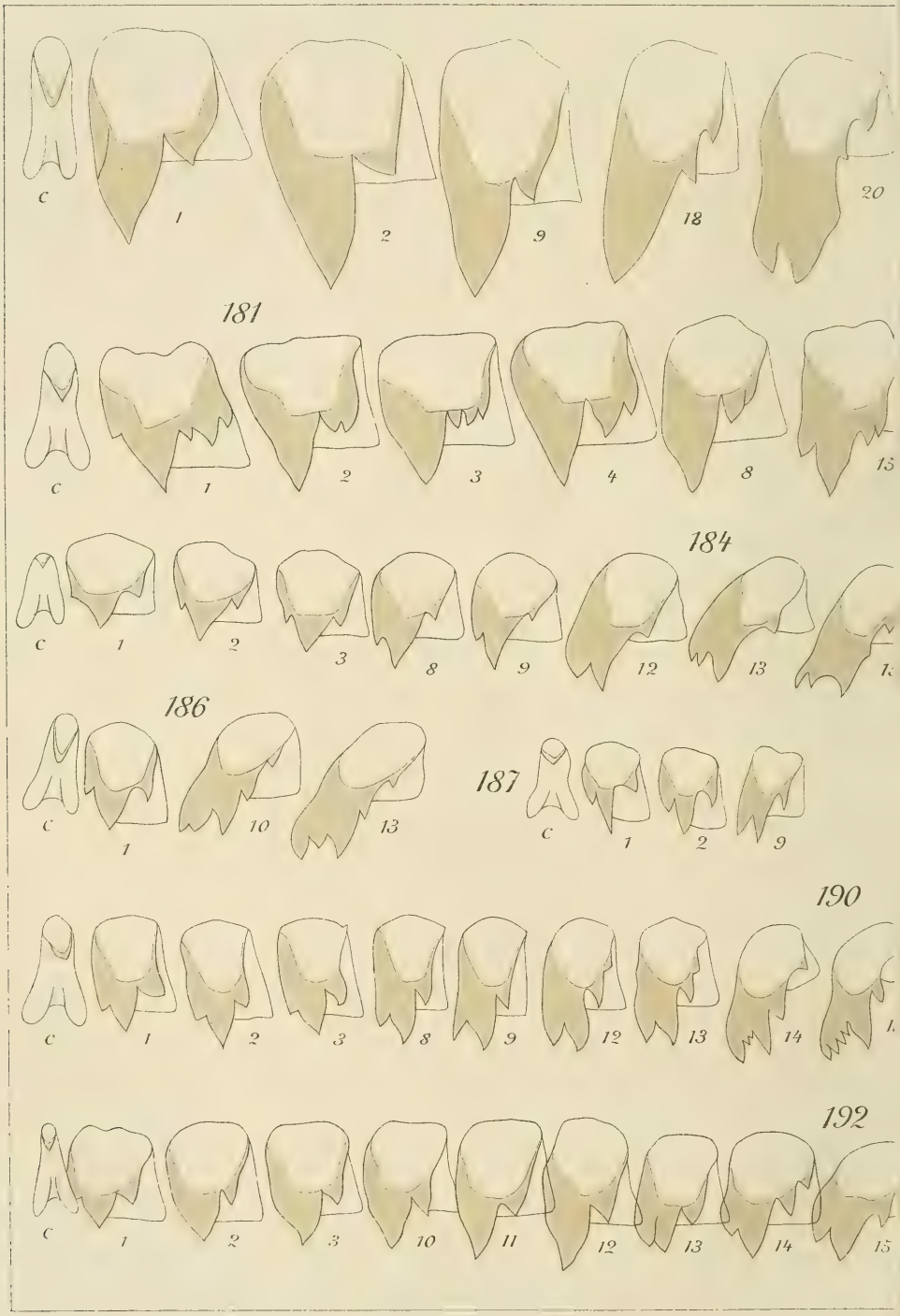
161
162
163
164
165
166

W. Roszkow


44
45
46
47
48
49
50
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
106
107
108
109
110
111
112
113
114
115
116
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160
167
168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178

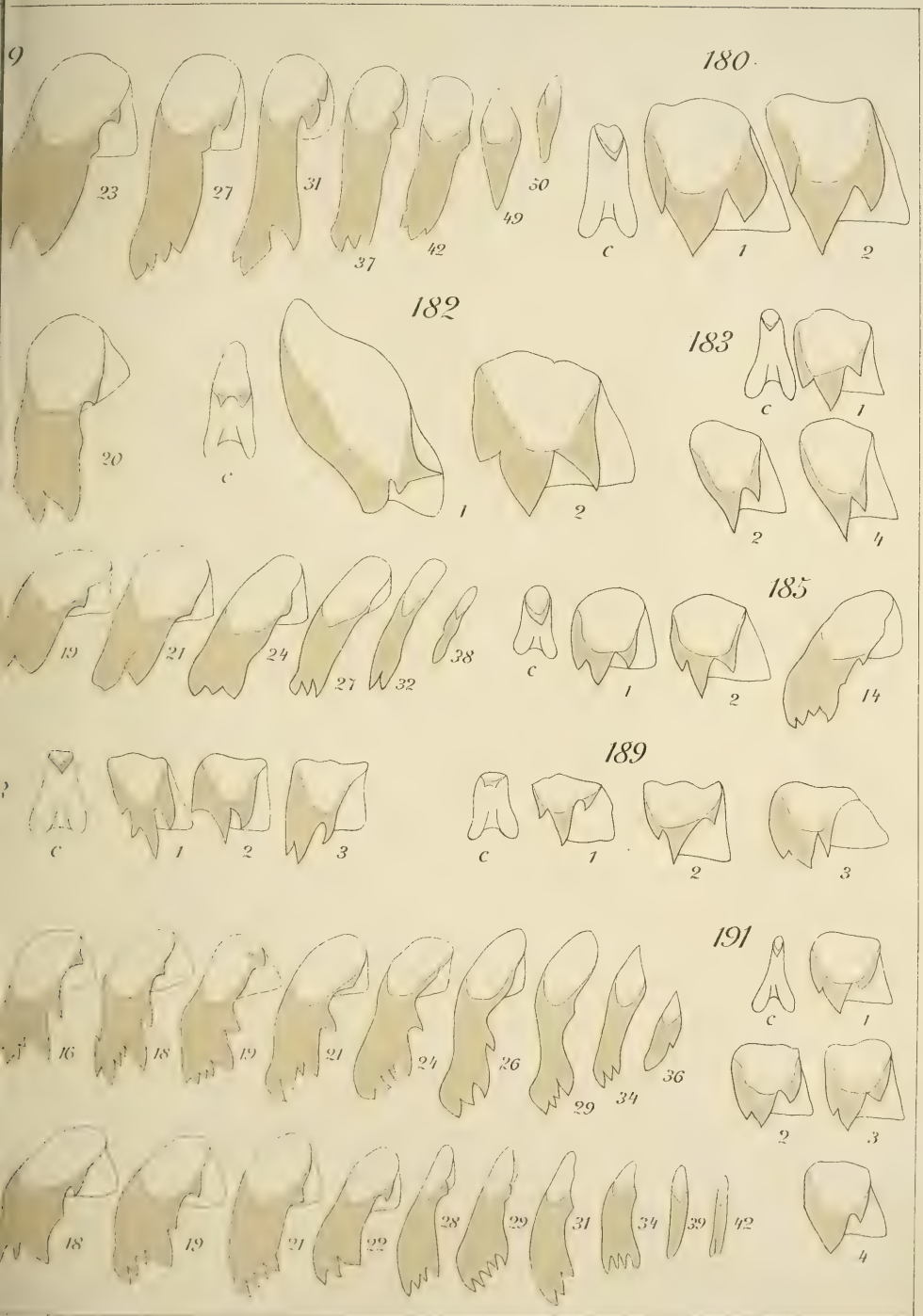


W. Roszkowski — Limnées



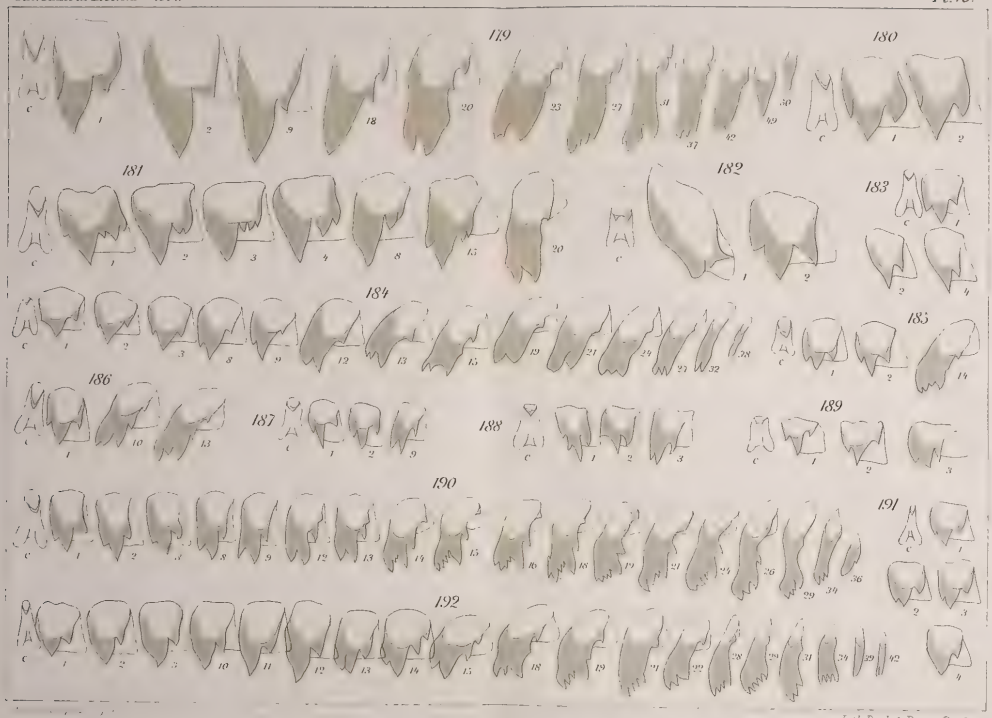
W. Roszkowski del.

W. Roszkov



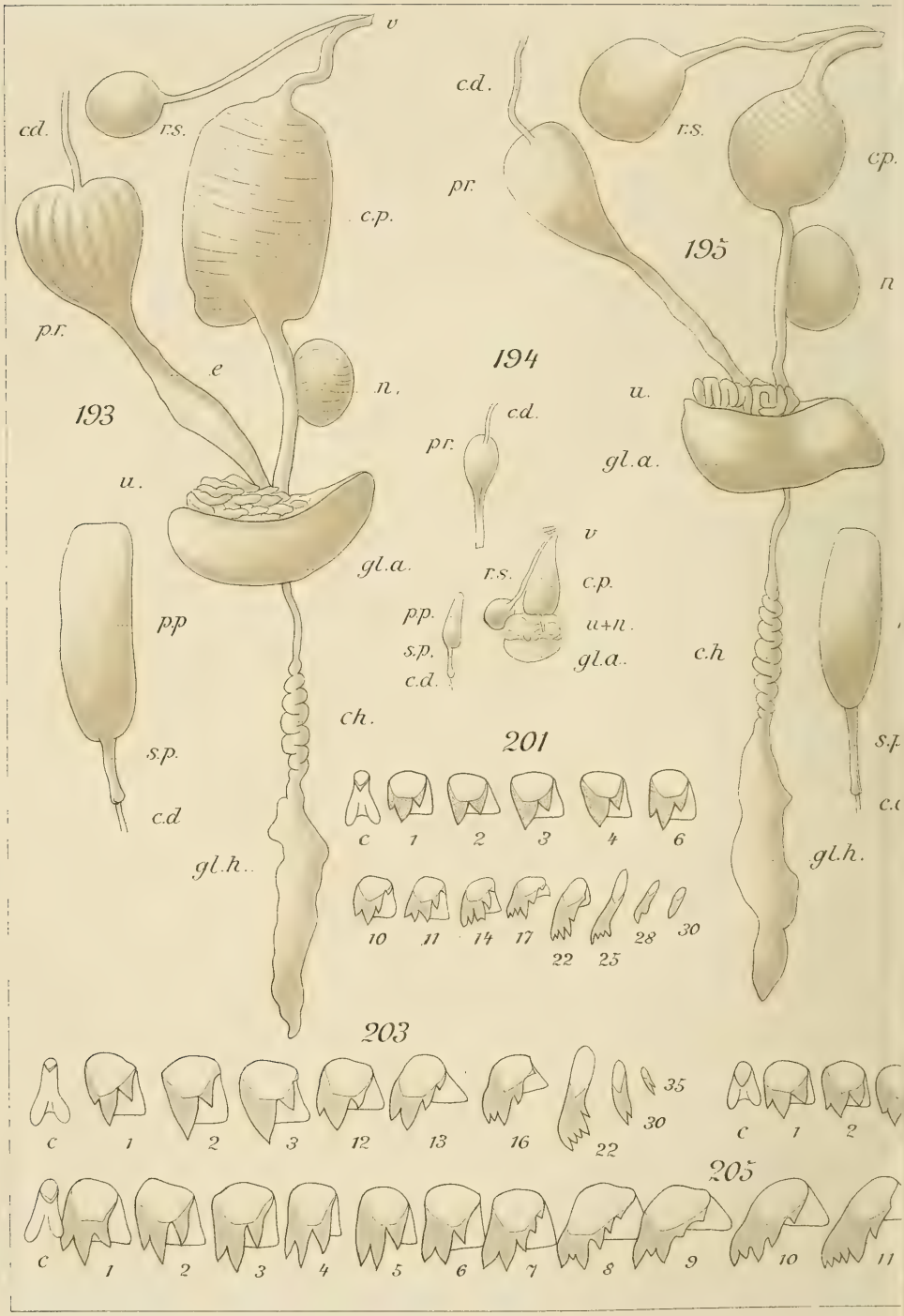
Lith Beck & Brun. Genève.

ki _ Limnées



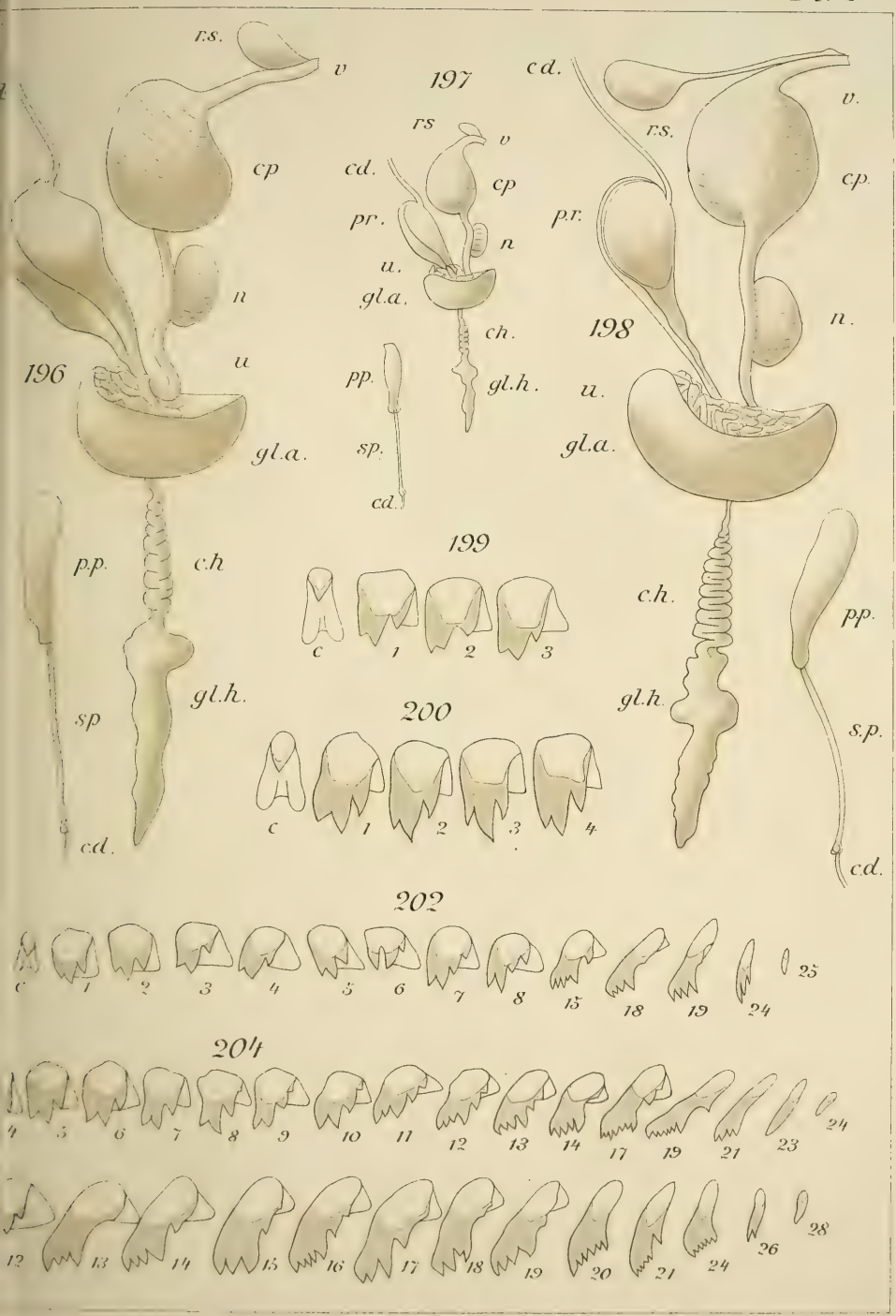
Lith. Beck & Prim. Genève

W. Roszkowski — Limnées

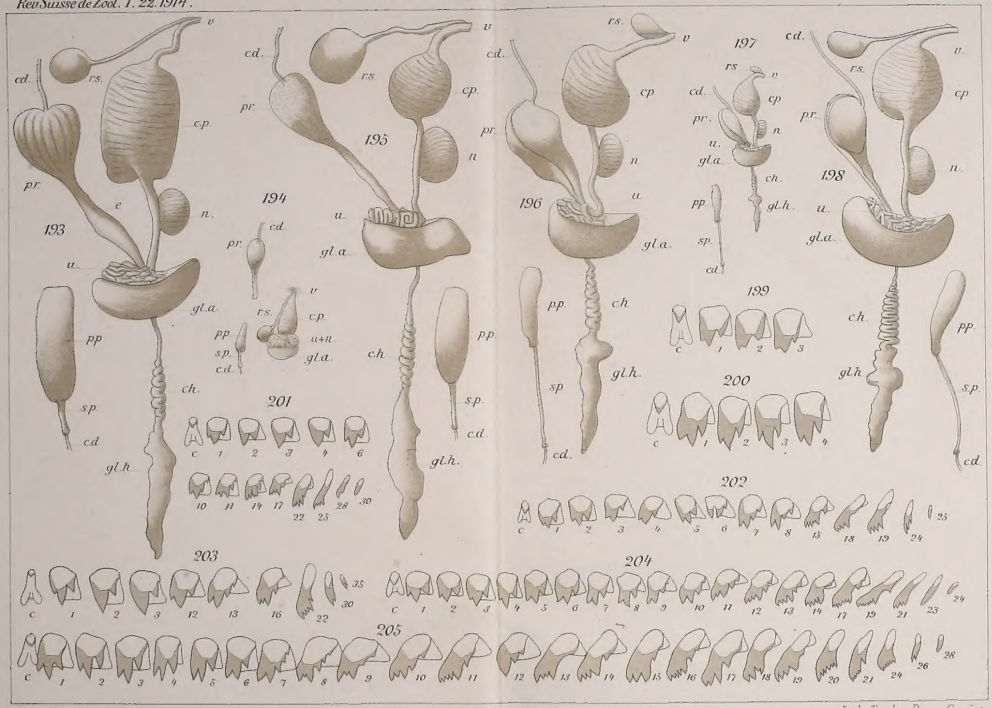


W. Roszkowski del

W. Roszkow


196
r.s.
v
cp
n
u
gl.a.
p.p.
c.h
sp
gl.h.
cd.
197
rs
v
cd.
cp
pr.
n
u.
gl.a.
ch.
pp.
gl.h.
sp.
cd.
198
cd.
v.
r.s.
cp.
p.r.
n.
u.
gl.a.
c.h.
gl.h.
pp.
s.p.
cd.
199
c
1
2
3
200
c
1
2
3
4
202
c
1
2
3
4
5
6
7
8
15
18
19
24
25
204
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
17
19
21
23
24
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
24
26
28

i — Limnées



W. Roszkowski del. Lith. Beck & Brun. Genève.

W. Roszkowski — Limnées